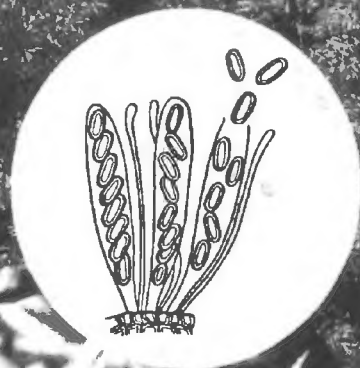


VISIT...

LANZAROTE  
*Caliente*.COM

Министерство природных ресурсов России  
Всероссийский научно-исследовательский  
институт лесного хозяйства и механизации  
Российский центр защиты леса

# НАУЧНО-МЕТОДИЧЕСКОЕ ПОСОБИЕ ПО ДИАГНОСТИКЕ ГРИБНЫХ БОЛЕЗНЕЙ ЛЕСНЫХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ



Пушкино  
2003

Министерство природных ресурсов России  
Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства  
и механизации лесного хозяйства  
Российский центр защиты леса

*А.М. Жуков, П.В. Гордиенко*

**НАУЧНО-МЕТОДИЧЕСКОЕ ПОСОБИЕ  
ПО ДИАГНОСТИКЕ ГРИБНЫХ БОЛЕЗНЕЙ  
ЛЕСНЫХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ**

**Shadowlabs**

2003

*Ответственный редактор: Ю.И. Гниненко*

**Жуков А.М., Гордиенко П.В.**

Научно-методическое пособие по диагностике грибных болезней лесных деревьев и кустарников. М: ВНИИЛМ, 2003. - 123 с. с ил.

Книга посвящена описанию особенностей основных патогенных грибов, возбудителей болезней древесных и кустарниковых растений в России. Даны диагностические признаки, необходимые для определения болезней, в том числе большинства опасных болезней основных лесообразующих пород как в европейской, так и в азиатской частях страны.

ISBN 5-94219-071-2

© ВНИИЛМ, 2003

# СОДЕРЖАНИЕ

|                                                                                                                 | Стр. |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------|
| Предисловие .....                                                                                               | 4    |
| Введение .....                                                                                                  | 5    |
| 1. Особенности патогенеза болезней, вызываемых грибами .....                                                    | 7    |
| 1.1. Типы грибных заболеваний .....                                                                             | 7    |
| 1.2. Причины заболеваний всходов, сеянцев, молодняков и взрослых<br>деревьев основных лесобразующих пород ..... | 9    |
| 1.3. Возникновение и развитие патологического процесса .....                                                    | 11   |
| 1.4. Динамика очагов фитопатогенных грибов в природе .....                                                      | 13   |
| 1.5. Сезонность в развитии грибов .....                                                                         | 14   |
| 2. Диагностика совершенных стадий развития грибов-патогенов .....                                               | 17   |
| 2.1. Явление плеоморфизма .....                                                                                 | 17   |
| 2.2. Общая характеристика класса сумчатых грибов .....                                                          | 18   |
| 2.2.1. Характеристика патогенных грибов-пиреномицетов .....                                                     | 19   |
| 2.2.2. Характеристика патогенных грибов-дискомицетов .....                                                      | 35   |
| 2.2.3. Характеристика патогенных мучнисторосяных грибов .....                                                   | 48   |
| 2.3. Общая характеристика класса базидиальных грибов .....                                                      | 55   |
| 2.3.1. Характеристика патогенных ржавчинных грибов .....                                                        | 56   |
| 3. Диагностика несовершенных стадий развития грибов-патогенов .....                                             | 78   |
| 3.1. Общие сведения .....                                                                                       | 78   |
| 3.2. Несовершенные грибы-возбудители заболеваний древесно-<br>кустарниковой растительности .....                | 80   |
| 3.2.1. Грибы порядка Sphaeropsidales .....                                                                      | 80   |
| 3.2.2. Грибы порядка Melanconiales .....                                                                        | 87   |
| 3.2.3. Грибы порядка Hyphomycetales (Moniliales) .....                                                          | 90   |
| 4. Неинфекционные болезни и повреждения древесных растений .....                                                | 99   |
| 4.1. Диагностические признаки поражения древесных пород<br>веществами, загрязняющими атмосферу .....            | 99   |
| 4.1.1. Поражение древесных растений соединениями серы .....                                                     | 100  |
| 4.1.2. Поражение древесных растений оксидами азота .....                                                        | 100  |
| 4.1.3. Поражение древесных растений соединениями галогенов .....                                                | 101  |
| 4.2. Диагностические признаки поражения древесных пород<br>физиологическими факторами .....                     | 101  |
| 4.2.1. Снижение почвенного плодородия .....                                                                     | 102  |
| 4.2.2. Химическое загрязнение почвы .....                                                                       | 102  |
| 4.2.3. Неблагоприятные почвенные условия .....                                                                  | 102  |
| 4.3. Диагностические признаки поражения древесных пород<br>неблагоприятными климатическими факторами .....      | 103  |
| 4.3.1. Воздействие перепадов температуры .....                                                                  | 103  |
| 4.3.2. Воздействие изменений режима влажности .....                                                             | 104  |
| Аннотация .....                                                                                                 | 105  |
| Приложение 1 .....                                                                                              | 106  |
| Приложение 2 .....                                                                                              | 113  |

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемая читателям книга является вторым, дополненным и исправленным, изданием. Первое издание увидело свет в 2001 г. и быстро разошлось среди специалистов лесозащиты, а также тех научных работников и преподавателей специализированных высших и средних учебных заведений, которые в своей профессиональной деятельности занимаются проблемами лесной фитопатологии или защиты леса.

Готовя второе издание, авторы дополнили книгу интересными сведениями о ржавчинных и мучнисторосяных грибах, которые играют весьма важную роль в жизни лесных сообществ. Следует отметить, что развитие болезней, возбудителями которых являются как ржавчинные, так и мучнисторосяные грибы, еще не достаточно полно исследовано. Поэтому ценно, что авторы описали наиболее важные для леса грибы этих групп.

За несколько лет, прошедших после выхода из печати первого издания книги, острый недостаток в современной специальной литературе по лесной фитопатологии, равно как и по лесозащите, все еще не ликвидирован. Продолжает ощущаться нехватка литературы для лесопатологов и других работников лесного хозяйства. Сохраняется дефицит в отношении учебных пособий и справочной литературы для студентов высших и средних специальных учебных заведений.

Отрадно видеть, что появление таких книг, как настоящее пособие, вносит определенный вклад в обеспеченность специалистов добротной, современной литературой. Книга написана профессиональным языком, она понятна тем, кому предназначена, и снабжена необходимыми иллюстрациями.

Данное научно-методическое пособие предназначено для межрайонных инженеров-лесопатологов, работников центров защиты леса, специалистов лесного хозяйства, студентов и преподавателей высших и средних специальных учебных заведений, а также для научных работников, сталкивающихся с проблемами лесной фитопатологии в своей деятельности.

Ведущий научный сотрудник  
ВНИИЛМ, к.б.н.

Ю.И. Гниненко

## ВВЕДЕНИЕ

Вопросам диагностики грибных заболеваний растений вообще и древесных пород в частности посвящено достаточно большое количество разноплановых работ – от методических указаний до практикумов по лесозащите. Самыми первыми отечественными работами этого плана стали "Справочник фитопатологических наблюдений" Ячевского А.А. (1930) и "Методы исследования грибных болезней леса и древесины" Ванина С.И. (1930). Далее в разное время выходили "Методическое руководство" Хохрякова М.К. (1936), "Диагностика болезней леса" Журавлева И.И. (1955, 1962), причем последняя работа этого автора стала достаточно значительной сводкой методов диагностики для этого периода. Следует назвать также работы группы авторов под руководством Мозолевской Е.Г., наиболее значительные из которых "Методы лесопатологического обследования" (1984) и "Технология защиты леса" (1991) существенно облегчили проблемы диагностики работникам службы защиты леса.

Краткий обзор принципиальных подходов к реализации задач экспертизы грибных заболеваний показывает, что в уже в самых первых работах было осуществлено деление болезней древесных растений на инфекционные и неинфекционные. Инфекционные (паразитарные) болезни могут передаваться от одних растений другим различными путями: непосредственным контактом, а также ветром, водой, насекомыми и человеком. Неинфекционные болезни вызываются неблагоприятными внешними условиями среды: нарушением питания, действием низких или высоких температур, избыточным или недостаточным увлажнением почвы, механическими и химическими воздействиями.

В большинстве своем болезни вызываются грибами-микровидами, различимыми лишь при большом увеличении, а само течение болезни (патогенез заболевания) внешне имеет одинаковую картину и аналогичные признаки: увядание, усыхание, дехромация хвои и листьев и, наконец, некрозы различной протяженности. При этом в ряде случаев определение причины заболевания и идентификация возбудителя могут быть осуществлены только с применением микроскопа, либо методом выделения возбудителя в чистую культуру на искусственные среды. Следует отметить, что наряду с такими трудно определяемыми возбудителями заболеваний есть и такие, которые легко различаются и идентифицируются. Это относится к

значительному числу макромицетов, формирующих достаточно крупные плодоношения; в основном это возбудители гнилевых заболеваний древесных пород. Однако даже в этом случае не исключается необходимость тщательного подхода к определению болезни, ее причин и проверке диагноза по соответствующим определителям.

В последнее время обнаружались тревожные признаки заселения хвойных и лиственных молодняков мало известными ранее грибами-патогенами. Практика показала, что после применения фунгицидов возникают устойчивые к ядохимикатам штаммы возбудителей заболеваний. Грибы-патогены вырабатывают устойчивость к фунгицидам, а не сумевших приспособиться заменяют новые, не чувствительные к пестицидам, но столь же физиологически активные грибы. Например, применяемые в питомниках фунгициды подавляют развитие фузариумов, но стимулируют развитие триходермы. Лесные фитопатологи могут привести много случаев неожиданного возникновения эпифитотий паразитных грибов, которые ранее не считались серьезными возбудителями болезней древесных пород.

Так было, например, с побеговым раком сосны, тиростромозом липы, раневыми гнилями ели, ясеня и дуба.

При экспертизе грибных болезней правильное определение макро- и микропризнаков патогенеза заболевания, выделение причин болезни в ряде случаев затруднены в связи с воздействием комплекса факторов, осложняющих постановку правильного диагноза. Вместе с тем, определение первопричины заболевания крайне важно для обоснования и выбора мер по защите лесных объектов. У больных деревьев часто отсутствуют образования, специфичные для возбудителя болезни. Это может быть связано со скрытым течением патологического процесса, с непаразитарным заболеванием, с повреждениями биотического либо абиотического характера (техногенные выбросы, климатические аномалии). Указанные случаи создают большие трудности в постановке диагноза и требуют специальных методов экспертных исследований.



## 1. ОСОБЕННОСТИ ПАТОГЕНЕЗА БОЛЕЗНЕЙ, ВЫЗЫВАЕМЫХ ГРИБАМИ

Среди возбудителей инфекционных болезней растений грибы – самая многочисленная группа, насчитывающая более 10 тысяч видов, различных по систематическому положению, степени паразитизма, специализации.

### 1.1. Типы грибных заболеваний

Болезни растений, вызываемые грибами, делят на несколько групп на основании внешних признаков. Из совокупности анатомо-гистологических, физиологических и биохимических изменений, происходящих в больном растении, складывается тип болезни, который имеет большое значение в деле экспертной оценки.

Увядание – широко распространенное заболевание, связанное с поражением корневой и проводящей системы. Паразит локализуется в трахеях либо сосудах, поэтому увядание называют трахеомикозным или микозом сосудов. Внешние признаки заболевания: некрозы тканей листьев, их пониклость. Это связано с потерей тургора клеток вследствие проникновения грибных организмов в сосудистую систему, действия выделяемых ими токсинов и закупорки проводящих сосудов. Примером общего увядания древесных пород может быть сосудистый микоз дуба, микоз сосудов ильмовых пород, вызываемый грибами рода *Ophiostoma*, увядание и полегание сеянцев, вызываемое грибами родов *Fusarium*, *Verticillium*, *Alternaria*.

Гнили характеризуются размягчением и разрушением растительных тканей, отдельных органов и целых растений под влиянием ферментов, выделяемых грибами. Загниванию подвержены семена, плоды, листья, ветви, стволы и корни деревьев. Гнили растущего дерева делят на вершинные, стволовые и корневые. По структуре гнили делят на ямчатые, призматические, трещиноватые; по месту образования – на центральные, периферические, смешанные; по окраске различают белые, бурые, черные, пестрые и т.д. Стволовые и корневые гнили деревьев способствуют буреломам и ветровалам в лесу.

Пятнистости или некрозы характеризуются отмиранием отдельных участков ткани, резко ограниченных от здоровых тканей, с изменением их окраски. Наиболее распространена округлая форма некротических пятен,

обусловленная равномерным отмиранием клеток, окружающих место заражения.

Пятнистости листьев различаются по форме, окраске, окаймлению, а также по возбудителю. Основные возбудители – грибы родов *Ascochyta*, *Phyllosticta*, *Cercospora*.

Некрозы ветвей обычно связаны с поражением коры и представляют собой отмирание участков коры, приводящее к засыханию ветвей. Возбудители некрозов ветвей относятся к различным родам. В большинстве своем это грибы родов *Cytospora*, *Tubercularia*, *Dothiorella*, *Dothichiza* и других.

Грибные налеты образуются в результате развития мицелия и спороношений грибов на поверхности пораженных листьев, стеблей и других органов растений. Налет может быть представлен рыхлым или более плотным скоплением мицелия и спороношений гриба белого (мучнистая роса) или бурого, черного (чернь) цветов. Плесень – это образование на поверхности семян и других органов растений мицелия микроскопических грибов различной окраски. Возбудители – виды родов *Erysiphe*, *Peronospora*, *Alternaria* и других.

Пустулы представляют собой округлые или овальные выпуклые подушечки различной величины, состоящие из спороношений гриба. Они образуются всегда внутри тканей листа или другого органа растения и вначале прикрыты эпидермисом (на листьях, хвое) или перидермой (на стеблях), которые позднее разрываются. Возбудители – ржавчинные грибы.

Рак и раковые опухоли выражаются в чрезмерном разрастании пораженной ткани, образовании опухолей, наростов, галл вследствие выделения грибами веществ, стимулирующих деление клеток. К раковым заболеваниям относят также образование на стволах углубленных, труднозаживающих ран или язв, приводящих к разрушению пораженных органов. Рак встречается на стволах хвойных и лиственных пород. Возбудители – виды родов *Sphaeropsis*, *Nectria*, *Cenangium*, *Hypoxylon* и других.

Деформация проявляется в виде скручивания, морщинистости, курчавости, нитевидности листьев, связанных с нарушением пораженной грибом функции проводящей системы. Возбудители – виды рода *Taphrina*, *Melampsora*.

Установление причин заболевания при тщательном изучении симптомов является первым условием создания системы эффективных защитных мероприятий по борьбе с болезнями растений.

## 1.2. Причины заболеваний всходов, сеянцев, молодняков и взрослых деревьев основных лесобразующих пород

По типу питания грибы разделяются на сапротрофов, некротрофов и биотрофов. Первые извлекают питательные вещества из мертвых тканей, вторые и третьи – паразиты. Однако некротрофы прежде, чем заселить какой-либо участок растения, убивают его своими токсичными выделениями, а биотрофы извлекают питательные вещества непосредственно из живых клеток. Различия между ними заключаются в соотношении скоростей гибели зараженной ткани (некроз тканей) и развития паразита в растении. Если некроз опережает распространение паразита, то тип питания некротрофный, если же распространение паразита опережает некроз – питание биотрофное. Существуют переходные формы между некротрофами и биотрофами – гембиотрофы, которые имеют смешанное питание. Сначала они питаются биотрофно, затем, после гибели зараженной ткани, продолжают развиваться в ней, питаясь некротрофно.

Некротрофы вызывают следующие основные группы болезней.

Корневые гнили – самый распространенный вид заболевания, вызываемый фитопатогенными грибами. По своему происхождению корневые гнили можно подразделить на две группы: инфекционные, или собственно корневые гнили, вызываемые фитопатогенными микроорганизмами, и непаразитические. Инфекционные корневые гнили можно в свою очередь условно подразделить на три группы.

1. Специфические, вызываемые определенными, присущими данному типу заболевания организмами. Данные заболевания, как правило, первичны. Характерным примером служит корневая губка хвойных пород, фузариозные и вертициллезные полегания.

2. Неспецифические корневые гнили, вызываемые различными почвенными грибами. Обычно эти паразиты проникают в корни через различные повреждения. Среди этих возбудителей можно обнаружить и сапротрофные грибы, развивающиеся на отмирающих тканях корней. Своими токсическими выделениями эти грибы еще более ослабляют растения, вызывая обширную некротизацию корней и стеблей. К числу таких грибов можно отнести представителей родов *Penicillium*, *Alternaria*, *Cladosporium*.

3. Смешанные инфекции, вызываемые несколькими возбудителями, обычно вторичны. После повреждения корней специфическими патогена-

ми открывается возможность для проникновения в них других видов грибов. Нередко могут возникать смешанные инфекции, индуцированные специфическими паразитами, например фузариозногельминтоспориозная корневая гниль. Общими симптомами корневых гнилей растений является поражение корневой системы, особенно молодых корешков, пострадавшие участки темнеют и часто отмирают. При значительных разрушениях корня сеянец становится неустойчивым, легко выдергивается из почвы. Корневые шейки темнеют, иногда значительно. На этой стадии заболевание становится заметным при визуальном обследовании.

В этиологии корневых гнилей большую роль играют токсины грибов-возбудителей, среди которых можно назвать фузариевую кислоту, продуценты – виды рода *Fusarium*, альтерналиол и альтерналиевая кислота у видов *Alternaria*, токсические метаболиты, известные также у *Verticillium*.

К корневым гнилям восприимчивы растения на всех стадиях развития. Тем не менее, наибольшие повреждения, вплоть до гибели, наблюдаются у молодых растений. Инфекционные структуры грибов - возбудителей корневой гнили сохраняются в почве многие месяцы, и даже годы.

Раковые поражения коры деревьев часто вызываются раневыми паразитами, которые поселяются на мертвых подмороженных или поврежденных иным образом участках, выделяют в окружающие ткани токсины и после гибели оккупируют их. Таковы сумчатые грибы из родов *Valsa*, *Nectria* и *Cryphonectria*, вызывающие поражения ветвей и стволов лиственных пород.

Стволовые гнили, в том числе комлевые, сердцевинные, смешанные, обычно вызываются трутовыми или агариковыми грибами. Наиболее вредоносны *Heterobasidion annosum* - корневая губка и *Armillaria mellea* -осенний опенок, заражающие деревья через корни, *Phellinus igniarius* – ложный трутовик, *Fomitopsis pinicola* - окаймленный трутовик и другие, споры которых попадают в ткани дерева через повреждения стволов и ветвей.

Гемибиотрофы вызывают большей частью локальные повреждения листьев – пятнистости. Большинство возбудителей этих болезней – сумчатые и несовершенные грибы из родов *Mycosphaerella* (белые пятнистости), *Alternaria*, *Septoria*, *Venturia* (темные пятнистости).

Биотрофы составляют около половины описанных видов грибов. Основные болезни, вызванные биотрофными грибами, это налеты споро-

ношений паразитов на поверхности пораженных органов (листьев, стеблей, плодов). Широко распространены белые или буроватые налеты, вызванные настоящими и ложными мучнисторосянными грибами, а также ржавые спороношения паразитов, характерные для ржавчинных грибов.

Количество хвойных пород, представляющих практический интерес, невелико, и поэтому их болезни хорошо изучены. В связи с этим, диагностика болезней хвойных пород не представляет в целом особых трудностей. Лиственные породы, представленные многими хозяйственно важными породами, подвержены большому количеству разнообразных болезней, а симптомы заболеваний часто имеют неотчетливый характер. Например, заболевание типа пятнистостей характеризуется появлением пятен различного цвета, формы и размеров, с каймой или без каймы, с образованием мелких плодоношений грибов, располагающихся группами или одиночно. При многочисленности грибов-возбудителей пятнистости листьев все эти признаки становятся неспецифичными для отдельных пород, и поэтому вид возбудителя обычно устанавливают в лабораторных условиях посредством микологического анализа.

У хвойных пород наиболее характерными признаками грибных болезней являются: окраска (дехромация) хвои, образование плодоношений грибов – черных точек или бугорков, оранжевых (желтых) подушечек на хвое и стволике, образование перетяжек или некрозов стволика, искривление побегов, усыхание вершинки и др.

### **1.3. Возникновение и развитие патологического процесса**

Для грибов-паразитов из разных групп присущи как сходные, так и различающиеся этапы патогенеза:

- прорастание на поверхности растения;
- формирование инфекционных структур;
- механическое пробивание покровов растения;
- выделение ферментов – деполимераз и химическое разрушение покровов растения;
- пассивное попадание в клетки через раны;
- формирование гаустриев;
- выделение вивотоксинов;
- выделение фитогормонов;

распространение паразита по растению;  
формирование потомства и его освобождение.

Проникновение может осуществляться через неповрежденную поверхность растения, естественные отверстия (устьица, чечевички) и через поврежденную поверхность (раневые инфекции). Для развития возбудителя необходимы определенные условия: наличие капельножидкой влаги, отсутствие фунгистатических веществ в растении, относительно высокая влажность воздуха, соответствующая температура и другие факторы.

Для распространения в растении, перехода из зараженной клетки в незараженные, паразиту необходимо: 1) подавить защитные свойства не отдельной клетки, а ткани; 2) изменить метаболизм растения в нужную для паразита сторону; 3) обеспечить ближний и дальний транспорт в растении.

Период болезни от заражения до проявления внешних симптомов заболевания называется инкубационным (скрытым, латентным). Течение его зависит от многих факторов: температуры, влажности, освещенности, цикла развития возбудителя, восприимчивости растения. Например, оптимальная температура, необходимая для роста и максимальной биохимической активности большинства видов *Aspergillus* и *Fusarium*, выше (в пределах 30-35°C), чем для видов *Penicillium* (25-30°C). Минимальная температура для развития грибов - от 0°C до +5°C. При температуре ниже 0°C могут развиваться только немногие грибы. Максимальная температура развития грибов-патогенов колеблется от 27°C для *Phacidium infestans* до 55-60°C для *Aspergillus fumigatus*. На темпы освобождения спор из плодовых тел оказывает влияние также освещенность. Так аскомицет *Nectria cinnabarina* освобождает споры только в дневное время, тогда как *Hypoxylon fuscum* – ночью. В зависимости от влажности воздуха могут изменяться оптимальные температуры для роста грибов и прорастания их спор. Так у *Aspergillus niger* оптимальной температурой для прорастания конидий при 93 % относительной влажности воздуха является 40°C, при 100 % относительной влажности оптимальна температура 30°C.

Первичное заражение происходит от перезимовавших возбудителей, вторичное – при распространении болезни от одного растения к другому.

#### 1.4. Динамика очагов фитопатогенных грибов в природе

Плотность инфекционной нагрузки (количество пропативных структур или активного мицелия на единицу площади или объем почвы) фитопатогенных грибов не остается постоянной величиной и меняется из года в год или в течение одного года. Можно выделить пять основных фаз развития патогенов из разных трофических групп.

Фаза 1 характеризуется в основном покоем структурами фитопатогенных грибов или зимующим мицелием, находящимся в стадии анабиоза. Чаще всего фаза 1 представляет собой естественный инфекционный фон, существующий к началу вегетации растений.

Фаза 2 обозначает выход грибов из состояния покоя и начало инокуляции корней или заселения мертвых органических веществ. Возникает она чаще всего весной и характеризуется началом прорастания спор или склероциев грибов или началом роста зимующего мицелия. Выход паразита из состояния покоя чаще всего индуцируется корневыми выделениями растений или притоком органических и минеральных веществ при внесении удобрений. Биомасса мицелия на этой стадии резко возрастает, а число покоящихся структур патогена снижается, так как масса спор прорастает и проникает в корни, а новых спор еще не образуется.

Фаза 3 означает стадию активной колонизации корней растений. Биомасса мицелия продолжает быстро нарастать, число покоящихся структур снижается за счет их прорастания и инвазии в новые корни. Это фаза активного распространения патогена в пространстве. У многих паразитов в этой фазе могут образовываться новые споры, которые обычно вскоре прорастают (без периода покоя) и инокулируют новые растения. В качестве примера такого типа патогенов можно назвать микроконидии фузариев, уредоспоры ржавчинных грибов и т.д.

Фаза 4 характеризуется стабилизацией инфекционного процесса. Обычно она наступает во вторую половину вегетации, когда происходит остановка дальнейшего нарастания биомассы мицелия в пораженных растениях и усиливаются процессы спорообразования. При этом нередко начинают формироваться зимующие споры или склероции. Например: микросклероции у *Verticillium*, склероции у видов *Botrytis*, телеитоспоры у ржавчинных грибов.

Фазы 5 и 6 являются завершающей стадией развития патогенов. Фаза 5 приходится на конец вегетации растений-хозяев и характеризуется интенсивным спорообразованием паразитов. Активный рост и биомасса мицелия последних быстро сокращается, а число покоящихся профагул резко возрастает. Для патогенов наступает период выживания вне хозяина. Из сохранившихся к следующему сезону (фаза 6) профагул грибов образуется новый инфекционный фон.

### 1.5. Сезонность в развитии грибов

В процессе сезонного развития грибов можно выделить несколько основных и очень физиономичных циклов развития мицелия и плодовых тел грибов, эти циклы напоминают определенные фитоценологические сезонные аспекты:

1. Ранневесенний цикл начинается от момента таяния снега и продолжается до начала активной деятельности корней растений, т. е. до конца апреля – начала мая. В это время происходит интенсивный рост несептированных мицелиев (*Mucorales*) и появляются многочисленные конидии водно-воздушных гифомицетов и фузариеподобных грибов, а также клетки дрожжей и дрожжеподобных грибов. Мицелиальная масса мукоровых грибов в это время может преобладать над другими мицелиями и хорошо заметна визуально на поверхности почвы и подстилки. Ранней весной развиваются многочисленные миксохитридиевые, тогда же начинают показываться пероноспоры, апотеции видов *Sclerotinia*, сморчки и строчки. На засохших листьях и стеблях обнаруживаются проросшие телеитоспоры видов *Puccinia*, *Uromyces*, *Melampsora* и других ржавчинных, на ветвях и хвое можжевельников выступают студенистые подушечки телеитоспор видов *Gymnosporangium*.

2. Весенний цикл начинается с момента активного функционирования корней и длится примерно до середины мая. В это время в почве находятся в большом количестве несептированные мицелии и дрожжи и происходит интенсивное развитие септированных гиф без пружек. Масса мицелия с пружками в это время обычно заметно убывает. Развитие грибов, имеющих септированные гифы без пружек, по-видимому, стимулируется ростом суммы суточных положительных температур и корневыми выделениями высших растений. На поверхности почвы в это время появляются



многочисленные плодовые тела видов *Strobilurus esculentus* и *S. stephanocystis* (на шишках и других растительных остатках). Завершается этот цикл плодоношением высших дискомицетов (*Morchella conica*, *M. esculenta*, *Sarcosoma globosum* и др.). По биологической сути этот цикл напоминает аспект эфемероидов, развивающихся в лесах до восстановления высокого травостоя. В это время сохраняется высокая "прозрачность" леса, обеспечивающая свободный пролет спор и пыльцы.

3. Поздневесенний цикл приходится на конец мая. В это время формируется высокий травостой и свободный пролет спор затруднен. Исчезают высшие дискомицеты. Начинается формирование нового поколения мицелиев с пряжками (их биомасса постепенно повышается). Биомасса несептированных мицелиев и дрожжей в это время убывает. Начинают появляться пикнидиальные грибы, а затем эцидиальные стадии ржавчинных, на только что раскрывшихся листьях появляются в изобилии конидиальные стадии *Sclerotinia*. На опавших листьях, перезимовавших ветвях, стеблях наблюдается появление многочисленных перитециев пиреномицетов и апотециев различных мелких дискомицетов из *Phacidiales* и *Pezizales*. Созревают клейстокарпии мучнисторосяных грибов. Споры, вышедшие из сумок, заражают растения.

4. Раннелетний цикл захватывает весь июнь. Обычно это влажный и сравнительно прохладный период вегетации. Биомасса мицелиев с пряжками в почве и подстилке в это время заметно увеличивается, а несептированных гиф – убывает. В этот цикл наиболее физиономичными из макромицетов являются *Kuehneromyces mutabilis* (на пнях и мертвой древесине), *Flammulina velutipes*, реже встречается *Pleurotus ostreatus* (на древесине). После середины июня появляются *Cantharellus cibarius*, *C. cornucopioides*, *Hydnum repandum* и некоторые другие. Из микромицетов развиваются рр. *Hendersonia*, *Septoria*, *Stagonospora*, *Ascochyta*, *Phoma*, *Pollacia*, *Cladosporium* и другие.

5. Среднелетний цикл приходится на июль – начало августа и характеризуется появлением базидиом симбиотрофных макромицетов из рода *Russula*. Начинается развитие видов из порядка *Boletales*. Вместе с тем, масса септированных гиф в почве в это время может быть наибольшей за сезон. Начинается формирование плодовых тел совершенных стадий микромицетов, обильны летние стадии ржавчинных грибов. Продолжают раз-

вите несовершенные грибы, утратившие стадию полового спороношения.

6. Позднелетний цикл тянется весь август и начало сентября, он отмечается быстрым нарастанием биомассы грибов в почве и подстилке, в основном за счет гиф с пряжками (базидиомицетных). Базидиомы агарикоидных грибов становятся многочисленными, видовой состав этой группы заметно увеличивается. Многочисленны плодовые тела *Russula* и *Lactarius*. Появляются обильные плодоношения *Amanita*. Плодовые тела сумчатых грибов, представляющие совершенные стадии микромицетов, в этот период уже полностью сформированы и могут выбрасывать споры.

7. Осенний цикл (сентябрь) характеризуется образованием наибольшей биомассы базидиомицетных гиф в почве и подстилке. Другие мицелии в это время могут снижать величину своей биомассы. Первые признаки осеннего цикла – появление многочисленных видов *Tticholoma* и *Cortinarius*, массовое развитие *Armillaria*. Осеннее время характеризуется появлением плодовых тел крупных пиреномицетов – *Hypoxylon*, *Xylaria*, *Valsa*, *Diatrype*, развитием грибов-дрожалок – *Exidia* и др., развитием телейтоспоровой стадии ржавчинных.

8. Позднеосенний цикл (конец сентября – середина октября) характеризуется быстрым уменьшением величины биомассы грибных мицелиев в почве и подстилке. Видовое разнообразие макромицетов в этот период невелико. Микромицеты из группы несовершенных грибов к этому времени уже завершили свое развитие, плодоношения таких видов разрушены. Сформировавшиеся на пораженных органах плодоношения совершенных стадий уходят в зимовку.

9. Предзимний цикл (ноябрь – начало декабря) отмечается полным исчезновением плодовых тел макромицетов и постепенным уменьшением биомассы почвенных мицелиев. Редко обнаруживаются базидиомы *Flammulina*. У микромицетов характерно наличие зимующих структур.

## 2. ДИАГНОСТИКА СОВЕРШЕННЫХ СТАДИЙ РАЗВИТИЯ ГРИБОВ-ПАТОГЕНОВ

### 2.1. Явление плеоморфизма

Большинство грибов характеризуется плеоморфизмом, т.е. способностью проходить в своем онтогенезе более, чем одну стадию спороношения. Совершенная стадия развития имеет спороношение диплоидного (полового) характера. Несовершенная стадия развития характерна спороношениями гаплоидного (бесполого) характера. При этом половое (высшее) спороношение всегда образуется по одному типу и, как правило, лишь однажды в течение вегетационного периода, тогда как гаплоидное спороношение может содержать 4-5 различных стадий. Грибы в целом можно рассматривать как гаплоидные организмы, у которых гаплоидная стадия более продолжительна и разнообразна в своих проявлениях. Это, в особенности, относится к сумчатым грибам, у которых конидиальные (гаплоидные) стадии в разнообразных формах развиваются в повторных поколениях в течение длительного периода времени, обычно в течение всего вегетационного периода, тогда как диплоидная стадия появляется на короткое время, к осени, служа главным образом для перезимовки.

В практике лесозащиты поэтому конидиальные стадии часто называют летними стадиями, а диплоидные – осенними или зимующими, причем гаплоидные (несовершенные) стадии обыкновенно ведут паразитный образ жизни, а диплоидные (совершенные) стадии развиваются, в основном, как сапротрофы. Исключение составляют лишь ржавчинные грибы, все паразитные стадии которых принадлежат к диплоидному поколению. Большая группа грибов, в первую очередь базидиальные, имеет явно преобладающее диплоидное поколение, а в некоторых случаях гаплоидное поколение полностью исчезает. Однако существует значительная группа грибов, которые развиваются только в гаплоидной стадии, давая только конидиальные плодоношения. Эта группа грибов получила название несовершенных (*Deuteromycetes*). У высших грибов, особенно у сумчатых (*Ascomycetes*), конидиальные стадии приобретают очень большое значение, достигая значительной сложности, как, например, у пиреномицетов. Конидиальные стадии у грибов этой группы имеют пять типов спороношения

– гифальное, коремии, ложа, псевдопикнидиальное и пикнидиальное.

У всех пяти типов конидии могут быть весьма различной формы и окраски. Один и тот же вид сумчатого гриба может иметь последовательно несколько конидиальных типов. Кроме того, у некоторых грибов в цикле развития имеется по несколько форм аналогичного типа, например пикнидиального, как у рода *Cucurbitaria* с несовершенными стадиями *Phoma*, *Camarosporium*, *Dichomera* и др. Независимо от этого разнообразия конидиальных стадий, многие виды грибов обладают свойством развиваться покоящиеся стадии (оидии, хламидоспоры, склероции и т. д.), что значительно повышает их способность к выживанию.

## 2.2. Общая характеристика класса сумчатых грибов

Как уже упоминалось, аскомицеты относятся к высшим грибам и, в отличие от низших, имеют многоклеточную грибницу. У сумчатых грибов в их цикле развития наблюдается половое размножение спорами, образующимися в сумках (асках). Количество спор в сумке – восемь (реже – меньше или больше). Сумчатое спороношение развивается только в одном поколении, и обычно в этой стадии грибы зимуют. Почти у всех сумчатых грибов имеется и конидиальное спороношение, развивающееся в период вегетации в нескольких поколениях. Поэтому массовое заражение растений происходит, главным образом, конидиями. В цикл развития некоторых сумчатых грибов включается и склероций, на котором после его перезимовки образуется сумчатое спороношение.

Мицелий сумчатых грибов имеет специальные вместилища – плодовые тела, в которых происходит развитие сумок, содержащих аскоспоры, образующиеся в результате полового процесса. У аскомицетов отмечены следующие типы плодовых тел:

1) клейстокарпии (клейстотеции) – замкнутые плодовые тела, содержащие сумки округлой формы, которые обычно расположены в полости клейстокарпия без определенного порядка и без парафиз между ними (это представители мучнисторосяных грибов пор. *Perisporiales*);

2) перитеции – полузамкнутые плодовые тела шаровидной или грушевидной формы с отверстием на вершине, содержащие эллиптические или булавовидные сумки, которые обычно собраны в пучок, часто с парафизами (это представители пиреномицетов пор. *Pyrenomycetales*);

3) апотеции – открытые плодовые тела бокаловидной или чашевидной формы, на поверхности которых находится гимений – слой цилиндрических или булавовидных сумок и парафиз (это представители дискомицетов пор. *Discomycetales*).

Плодовые тела сумчатых грибов могут быть одиночными, расположенными на мицелии, или сгруппированными и погруженными в специальное сплетение вегетативных гиф – строму. Особенно это характерно для аскомицетов, имеющих плодовые тела типа перитециев. Из трех типов плодовых тел сумчатых грибов наиболее примитивны по своей организации клейстокарпии, так как они менее приспособлены к функции рассеивания спор. У них плодовое тело раскрывается один раз, освобождая все имеющиеся там сумки, из которых и рассеиваются сразу все сумкоспоры. Перитеции, имеющие на вершине устье для прохода сумок по мере их созревания, более приспособлены к активному разбрасыванию спор, причем период созревания сумок и освобождения сумкоспор бывает более растянут. Наиболее высокоорганизованной формой плодового тела является апотеций, т. к. гимений, расположенный открыто и широким слоем на поверхности плодового тела, обеспечивает максимальную продукцию спор и их активное выбрасывание.

Основным признаком, положенным в основу классификации плодосумчатых грибов, является форма плодового тела. Подкласс *Euscomycetes* (плодосумчатые) делят на следующие порядки: 1) *Plectascales*, 2) *Erysiphales* (плодовые тела – клейстокарпии), 3) *Hypocreales*, 4) *Dothideales*, 5) *Sphaeriales*, 6) *Hemisphaeriales*, 7) *Laboulbeniales* (плодовые тела – перитеции), 8) *Hysteriales*, 9) *Phacidiales*, 10) *Pezizales*, 11) *Helotiales*, 12) *Tuberales* (плодовые тела – апотеции). Порядки 3-7 объединяются в группу порядков *Pyrenomycetes*. Порядки 8-12 объединяются в группу порядков *Discomycetes*.

### 2.2.1. Характеристика патогенных грибов-пиреномицетов

Пиреномицеты объединяют несколько порядков плодосумчатых грибов. Лесному хозяйству вредят, в основном, грибы родов *Nectria*, *Polystigma* (*Hypocreales*), *Venturia*, *Valsa*, *Hypoxylon*, *Massaria*, *Mycosphaerella*, *Herporichia*, *Nummularia*, *Diaporthe*, *Cucurbitaria*, *Diatrype*, *Diatrypella*, *Fenestella*, *Rosellinia*, *Melanomma*, *Gnomonia*, *Leptosphaeria* (*Sphaeriales*).

2.2.1.1. Виды рода *Nectria* (табл. 1) живут на коре и древесине лиственных и хвойных пород. Они вызывают некроз тканей, что приводит к

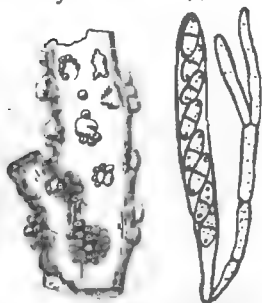
отмиранию ветвей или появлению односторонних, часто остающихся открытыми и окруженными разрастающейся тканью раковых ран. По существу, их можно отнести к факультативным паразитам, поскольку поселяются они на свежих поранениях. *Nectria* образует сначала бесцветные конидии, иногда двоякого рода: большие многоклеточные и маленькие одноклеточные, связанные друг с другом переходными формами, затем двухклеточные аскоспоры, которые образуются в круглых ярко окрашенных, часто красного цвета, перитециях. Широко известны: *N. galligena*, вызывающий заболевание плодовых деревьев, *N. cucurbitula*, поражающий сосну, ель, пихту, причем не только кора, но и вся часть ствола, находящаяся над местом заражения, отмирает. Дерево обычно начинает суховершинить. С момента поражения, спустя 4 недели, зараженные ветви или кора отмирают пятнами по 6-8 см. В естественных условиях повреждения от града и поражения от короедов способствуют проникновению гриба. Общеизвестный *N. cinnabarina* является, по-видимому, во многих случаях простым сапротрофом. Однако, при развитии на живом дереве, он может вызвать усыхание отдельных ветвей. Конидиальная стадия этого гриба – *Tubercularia vulgaris*.

На листьях черемухи встречается гриб рода *Polystigma* – *P. ochraceum*, вызывающий ярко-оранжевые пятна. На опавших листьях сумки развиваются уже осенью. В течение лета гриб размножается с помощью длинных изогнутых конидий конидиальной стадии *Polystigmata* (табл. 1).

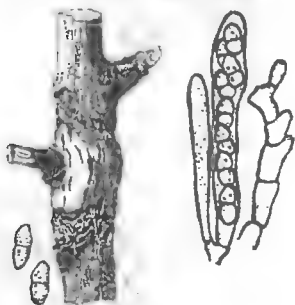
2.2.1.2. Виды рода *Rosellinia* (табл. 1) встречаются на многих плодовых и дикорастущих деревьях, вызывая корневые гнили и усыхание ветвей. Широко распространен *R. quercina*, поражающий сеянцы дуба в питомниках, а также молодые культуры. Мицелий гриба обволакивает корни снаружи и проникает в них. Гриб образует двоякого рода органы размножения: на мутовчатых разветвлениях гиф – бесцветные конидии, а в перитециях – черно-бурые аскоспоры. Весной эти споры выбрасываются с такой силой, что отлетают на несколько миллиметров. Для дальнейшего развития паразита необходимо тепло и влажность, грибница проникает в корневую систему дуба через верхушку главного корня и тонкие нитевидные корни. Заражение встречается на тех местах, где вследствие отмирания бокового корня в пробковом покрове образуется разрыв. Проникновение гриба возможно и через чечевички.

В европейской части России виды *Rosellinia* находили на усохших ветвях сосны, ели, клена, тополя и др. Конидиальные стадии *Rosellinia* относятся к родам *Sporotrichum*, *Trichosporum*, *Helminthosporium*.

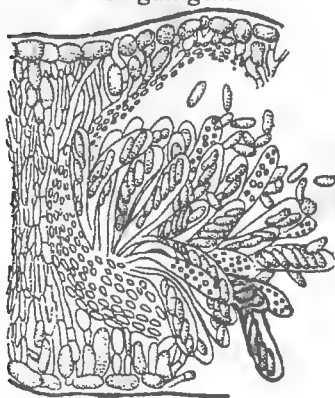
Сумчатая стадия



*Nectria cinnabarina*

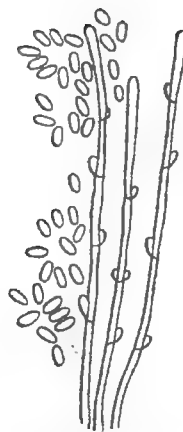


*N. galligena*

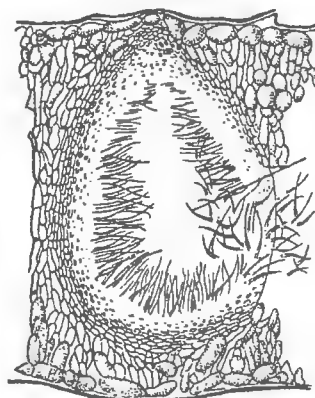


*Polystigma*

Несовершенная стадия



*Tubercularia*



*Polystigmina*

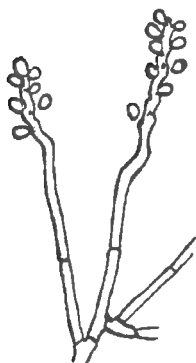
Таблица 1 (продолжение)

Сумчатая стадия



*Rosellinia*

Несовершенные стадии



*Sporotrichum*



*Trichosporium*



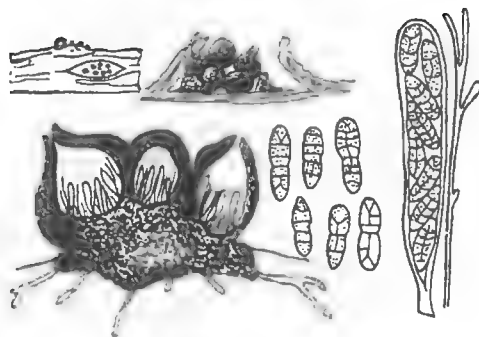
2.2.1.3. Виды рода *Cucurbitaria* (табл. 2) считаются паразитами повреждений. Однако, хотя они и проникают в побеги питающих растений только через раны, позднее они способны распространяться и в живых тканях. Грибы характеризуются цилиндрическими сумками, коричневыми эллипсоидальными спорами с продольными и поперечными перегородками. Развиваются на ветвях лиственных (тополь, клен, береза) и хвойных пород (кедр, сосна), вызывая их усыхание. Конидиальные стадии относятся к родам *Diplodia*, *Camarosporium*, *Hendersonia*.

В европейской части России на живой коре и отмирающих ветвях в молодняках хвойных пород встречается *C. pithyophila*, на ивах – *C. salicina*.

2.2.1.4. Виды рода *Mycosphaerella* вызывают бурую, либо коричневую пятнистость листьев дуба, вяза, липы. *M. laricina* вызывает усыхание хвон лиственницы. Широко распространена пятнистость листьев липы, вызываемая грибами *M. millegrana* и *M. punctiformis*. Оба вида находят на перезимовавших листьях, однако, второй вид развивается обычно осенью, на опадающих листьях. Споры прорастают весной и заражают новые листья. Виды рода *Mycosphaerella* находятся в связи с конидиальными формами *Septoria*, *Pleospora*, *Ramularia*, *Cercospora*, *Phyllosticta*, *Ascochyta*, *Cylindrosporium*, которые должны перезимовать, чтобы развились затем сумчатые плодоношения. Перитеции появляются весной на тех же листьях или по соседству, где были пикниды, в виде разбросанных, черных, чечевицеобразных вместилищ, наполненных булавовидными сумками.

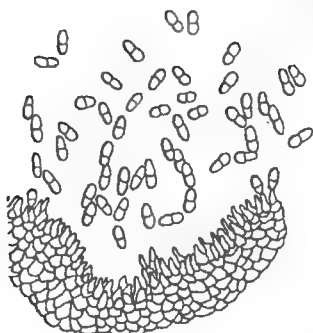
2.2.1.5. Виды рода *Venturia* (табл. 3) известны как возбудители пятнистостей и усыхания листьев ясеня, березы, тополей. У тополей (осины) они вызывают гибель поросли, усыхание ветвей (*V. tremulae*). Известны конидиальные стадии, относящиеся к родам *Fusicladium* (*Pollacia*). Конидии очень устойчивы и в некоторых случаях сохраняют способность к прорастанию до весны, зимую в опавших листьях. Сумчатая стадия *Venturia* развивается также к весне на опавших листьях. На поверхности прошлогодних листьев можно видеть невооруженным глазом шаровидные, величиной с булавочную головку, плодовые тела – перитеции, почти погруженные в ткань листа. Внутри них помещаются булавовидные сумки с восемью зеленоватыми двухклетными спорами грушевидной формы. Споры освобождаются с наступлением теплых весенних дней. Выбрасываются они обычно после дождя, разносятся воздушными течениями и заражают молодые листья.

Сумчатая стадия

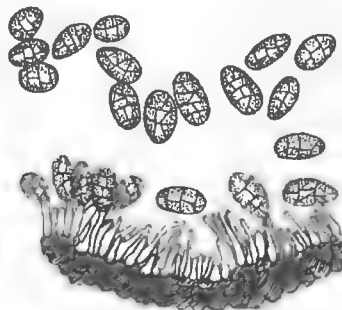


*Cucurbitaria*

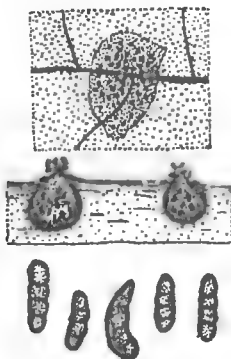
Несовершенные стадии



*Diplodia*



*Camarosporium*



*Hendersonia*

На березе развивается *V. ditricha*, причем живые листья заселяет *Fusicladium betulae*, формирующий двух-трехклеточные цилиндрические конидии, перитеции образуются на уже отмерших листьях.

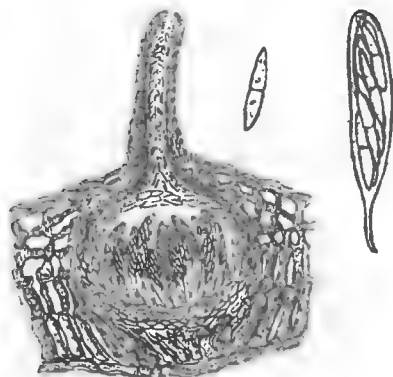
2.2.1.6. Род *Gnomonia* (табл. 3), в широком смысле, включая сюда *Gnomoniella*, *Ophiognomonia* и т. д., охватывает некоторое количество морфологически очень схожих, но биологически различных грибов. Одни из них – ярко выраженные паразиты и возбудители очень опасных болезней, другие – безвредные сапротрофы, споры которых уже весной попадают на листья и прорастают, но дальше развиваются только после отмирания листы. Некоторые образуют конидиальные плодоношения, которые принадлежат к несовершенным родам *Gloeosporium*, *Marssonina*, *Leptothyrium*; другие не дают никаких конидий.

В практике лесного хозяйства известны виды *G. acerina*, *G. quercina*, *G. tiliae*. Обычно листья, зараженные этими грибами, покрываются округлыми бурыми пятнами. Снизу листа формируются темные точки конидиальных плодоношений. Впоследствии на тех же листьях развиваются черные, погруженные в ткань листа шаровидные перитеции, выступающие на поверхность длинными хоботками.

2.2.1.7. Виды рода *Massaria* (табл. 3) поражают лиственные породы, в том числе дуб, бук, вяз, клен, березу, липу и др. Развитие грибов вызывает засыхание ветвей и поросли. Грибы поражают кору и поверхностные слои древесины. В отмерших тканях формируется черная грибная строма, в толще которой закладываются перитеции. На кленах развивается *M. inquinans*, на ильме и ольхе – *M. ulmi*, на липе – *M. heterospora*, на буке – *M. carpinicola*. Конидиальные стадии относятся к родам *Stilbospora*, *Steganosporium*, *Hendersonia*. Как правило, конидии этих родов окрашенные, эллипсоидальные, с несколькими перегородками и каплями масла. Споры сумчатой стадии *Massaria* достигают зрелости в весенний период.

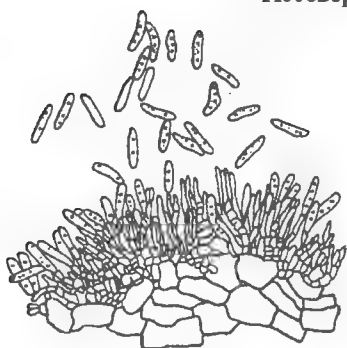
2.2.1.8. Виды рода *Herpotrichia* (табл. 3) поражают ветви либо хвою, вызывая некрозы и усыхание сеянцев и саженцев лесных пород. Плодовые тела (перитеции) поверхностные, шарообразные или сплюснутые, оболочка кожистая или углистая, черная, покрытая длинными ползучими бурими волосками. Сумки длинные с веретеновидными, двух- или многоклеточными, бесцветными или буроватыми спорами. Грибы развиваются на листьях, стеблях, ветвях. Для лесного хозяйства наиболее значима *H. nigra*, поражающая хвою и ветви ели, сосны, пихты, можжевельника и вызывающая усыхание. Известна также *H. leptospora*, развивающаяся на ветвях лиственных пород.

Сумчатая стадия



*Gnomonia*

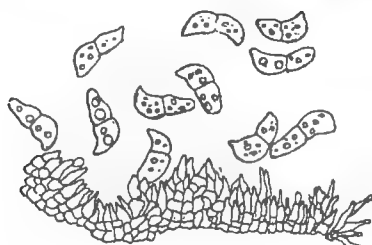
Несовершенные стадии



*Gloeosporium*

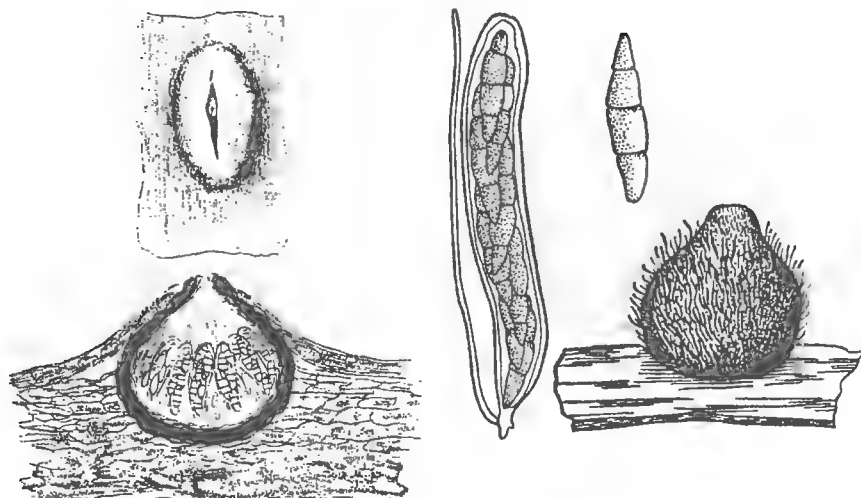


*Leptothyrium*



*Marssonina*

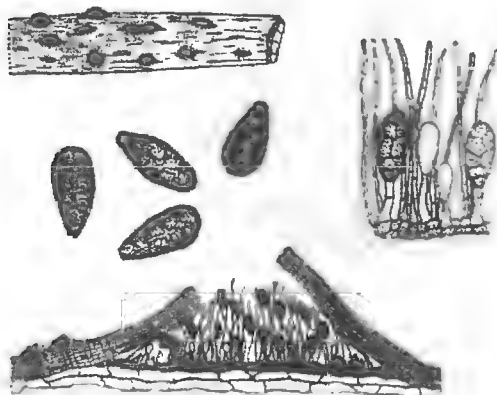
Сумчатая стадия



*Massaria*

*Herpotrichia nigra*

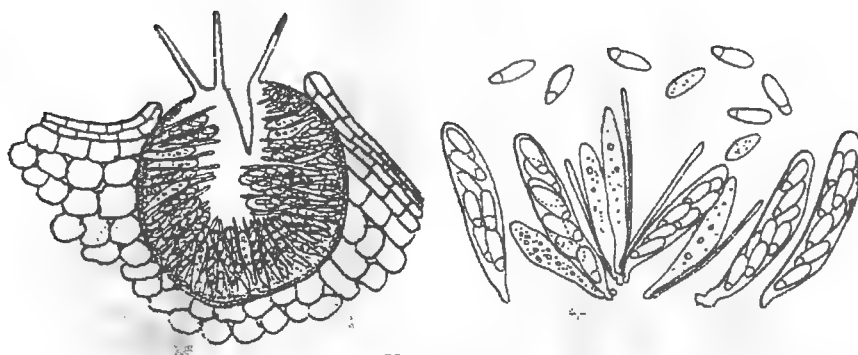
Несовершенная стадия



*Steganosporium* (syn. *Stilbospora*)

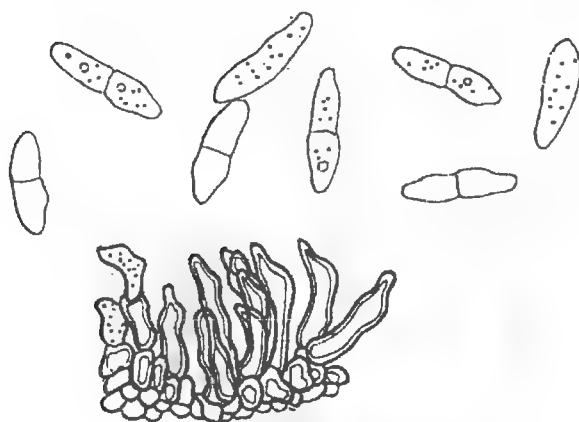
Таблица 3 (продолжение)

Сумчатая стадия



*Venturia*

Несовершенная стадия



*Pollacia* (syn. *Fusicladium*)

2.2.1.9. Виды рода *Valsa* (табл. 4) являются совершенными стадиями пикнидиальных грибов рода *Cytospora*. Наибольшей вредоносностью обладают *Cytospora*, вызывающие некрозы коры, усыхание ветвей или молодых деревьев в результате кольцевания стволов некротическими пятнами. В практике лесоводства заболевание известно как цитоспороз. Цитоспороз поражает деревья только в период покоя – весной или осенью. Заражение происходит при помощи конидий через поражения коры, трещины и надломы ветвей, через убитые морозом почки. Достаточно хорошо известен гриб *V. sordida*, селящийся на тополях и вызывающий отмирание молодых деревьев. Склеенные конидии пикнидиальной формы (*C. chrysosperma*) выходят из плодоношений в отмершей коре в виде золотисто-желтых шнуров. Позднее здесь же образуются сумчатые плодоношения. Поражения цитоспорозом достаточно легко диагностируются. На хвойных породах (лиственница, пихта, сосна) развиваются *V. abietis*, *V. friesii*, с конидиальными стадиями *C. abietis*, *C. pinastri*. На лиственных породах (ива, тополь, береза, вяз) – *V. salicina*, *V. flavo-virescens*, *V. horrida*, *V. ambiens* и др., с конидиальными стадиями *C. salicis*, *C. flavo-virens*, *C. horrida*, *C. ambiens*, и ряд других видов. Плодовые тела сумчатой стадии *Valsa* образуются в конце вегетации и только на усохших ветвях – сломанных, опавших, либо на коре мертвых стволов.

2.2.1.10. Наиболее известным представителем рода *Hypoxylon* (табл. 4) является *H. pruinaum* (syn. *H. holwayi*, *H. laschii*) – возбудитель черного рака осины и тополей. Плодовые тела образуются на коре, убитой грибом. Плодовые тела собраны группами на массивной черной строме, состоящей из плотного сплетения гиф. Они бурые, с центральным выпуклым устьищем, через которое выходят сумки с темно-коричневыми эллипсоидальными спорами. Заражение ветвей, вершин и других частей дерева в области гладкой коры происходит через трещины, сломанные сучья, механические повреждения – наиболее часто через погрызы насекомыми. На пораженном участке развивается раковая язва, нередко кольцующая дерево и вызывающая его гибель.

Кроме возбудителя черного рака осины, на лиственных породах известны *H. multiforme* (береза, тополь), *H. rubiginosum* (клен, ясень, бук), *H. coccineum* (дуб, бук), *H. fuscum* (ольха, ильм). Конидиальные стадии, предшествующие сумчатому плодоношению, образуют виды *Cladosporium*,

*Chloridium, Isaria*. Эти грибы формируют на молодой строме разветвленные конидиеносцы, отклоняющие небольшие овальные конидии, бесцветные или окрашенные. Мицелий грибов белый, хорошо развит, образует пучки вертикально расположенных септированных гиф, сросшихся в коремии. Конидиеносцы образуются из конечных ветвлений гиф.

2.2.1.11. Виды родов *Diatrype* и *Diatrypella* (табл. 4) развивают в толще коры черную строму с погруженными перитециями. У этих видов строма – грибное образование, а у близкого рода *Valsa* строма построена за счет ткани питающего растения. Сумки в перитециях цилиндрические, на длинной ножке. *Diatrypella quercina* вызывает гниль и отмирание ветвей дуба. Известны виды, паразитирующие на ветвях многих лиственных пород и кустарников: *D. favacea* – на березе, *D. verruciformis* – на лещине, ольхе, *D. nigro-annulata* – на буке.

Для рода *Diatrypella* характерно большое количество мелких цилиндрических спор в сумках. В этом основное его отличие от рода *Diatrype*, у которого в сумках формируется восемь крупных, иногда окрашенных, спор.

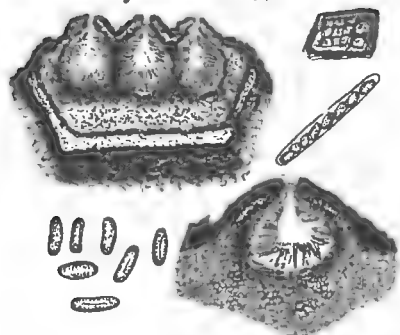
Виды *Diatrype* вызывают некрозы ветвей и стволов лиственных пород. Наиболее известен *D. stigma* – возбудитель черного некроза дуба, бука. Гриб развивает в коре черную строму с перитециями, в древесине – периферическую светло-желтую гниль. В перитециях формируются эллипсоидные, на длинной ножке, сумки, содержащие цилиндрические, светло-коричневые, с двумя каплями масла, споры. Перитеции гриба обнаруживаются уже в поздних стадиях развития болезни, под отмершей корой. На первых стадиях поражения функционируют конидиальные формы *Naemospora crocea*, *N. microspora* (syn. *Cytospora microspora*), *Libertella taleola*.

Виды *Naemospora* формируют многокамерные стромы. Камеры в числе 4-6 располагаются в верхних слоях коры, стенки камер оливково-зеленоватые. Камеры заполнены бесцветными одноклеточными конидиями. *Libertella* образует бугорчатые ложа, ярко окрашенные (желтовато-красноватые), долго прикрываемые корой, которая затем разрывается на вершине бугорка. Конидии одноклеточные, цилиндрические.

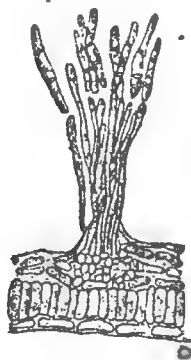
Лиственным породам вредят виды *D. disciformis* (паразитирует на буке) и *D. bullata* (паразитирует на тополях). Конидиальные стадии здесь образует *Libertella*.



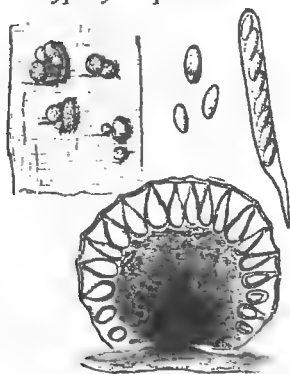
Сумчатая стадия



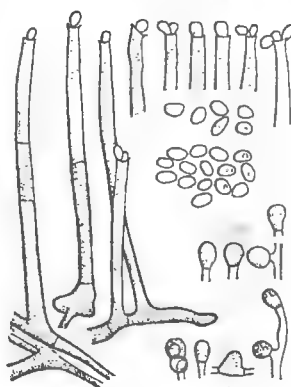
Несовершенная стадия



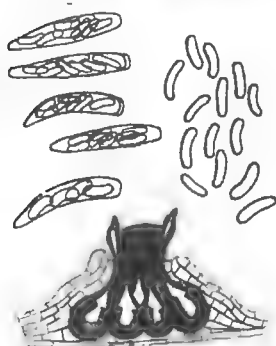
*Hypoxylon pruinatum*



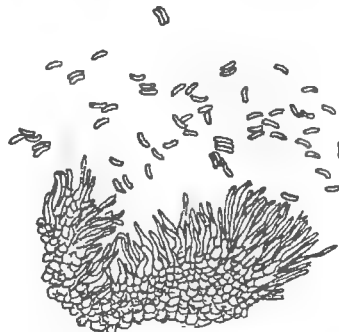
*Isaria*



*Hypoxylon coccineum*



*Chloridium* (syn. *Dematium*)



*Valsa*



*Cytospora*

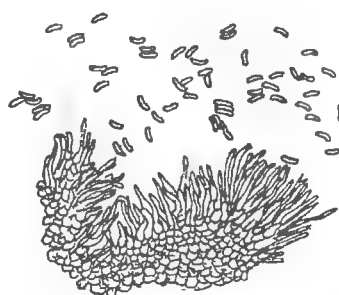
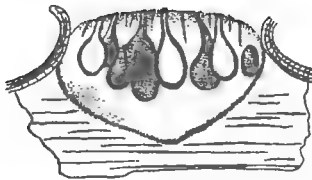


Таблица 4 (продолжение)

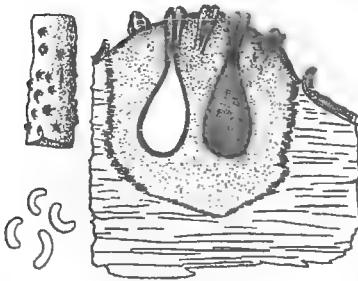
Сумчатая стадия



*Valsa*

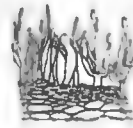
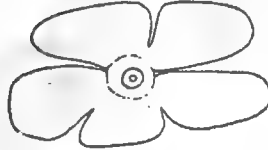
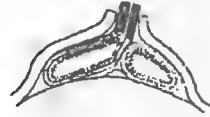


*Diatrype disciformis*

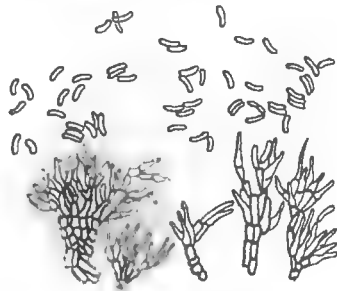


*Diatrypella quercina*

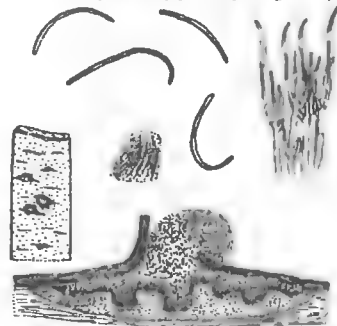
Несовершенная стадия



*Cytospora*



*Naemospora* (syn. *Cytospora*)



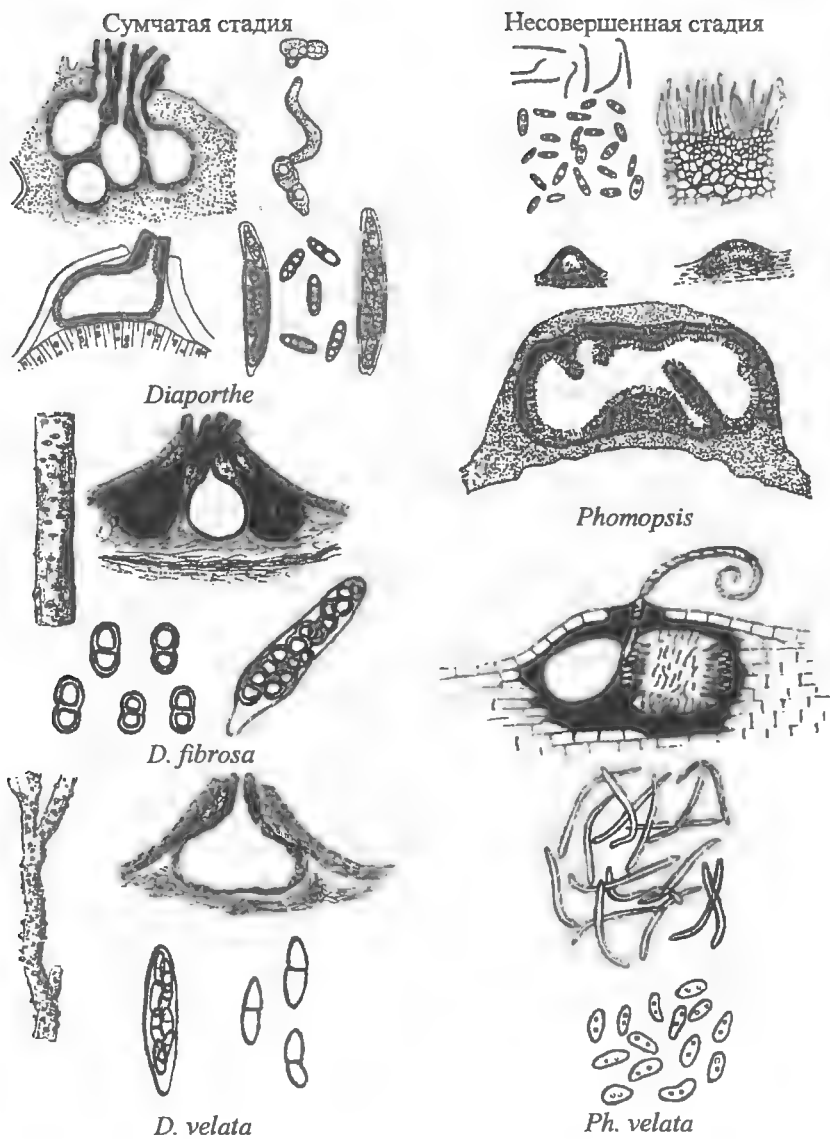
*Libertella*

2.2.1.12. Виды рода *Nummularia* вызывают некрозы ветвей лиственных пород. Для грибов этого рода характерно развитие округлых или вытянутых толстых стром под корой ветвей и стволов дуба, бука, березы, рябины. *N. bulliardii* поражает ветви и стволы жизнеспособных деревьев дуба. В начальный период развития гриба стромы достаточно мягки, покрыты слоем очень коротких, светло-коричневых конидиеносцев, отчленяющих очень мелкие округлые конидии. Плодовые тела сумчатой стадии – перитеции формируются в толще стромы позднее, выступая на ее поверхности в виде вытянутых устьиц. На рябине встречается *N. repanda*. Ложе гриба формируется в виде бурых, а затем чернеющих округлых образований, прорывающихся сквозь кору ветвей и стволов. Заражение ветвей и стволов происходит через чечевички на коре, трещины, царапины и прочие повреждения. Кора пораженных ветвей отмирает, в древесине развивается белая гниль, плодовые же тела гриба формируются на следующий год.

2.2.1.13. Грибы рода *Diaporthe* (табл. 5) формируют черное коническое ложе, отграниченное либо сливающееся с субстратом и тогда распростертое. Перитеции округлые, черные, кожистой консистенции, с хоботками, выступающими на поверхность ложа. Споры эллипсоидальные либо веретеновидные, обычно бесцветные, с перегородкой, иногда со студенистыми придатками на концах. Представители рода достаточно многочисленны – известно около 500 видов на древесных, кустарниковых и травянистых растениях. Для лесного хозяйства имеют значение виды, развивающиеся на дубе, буке, березе, ясене, тополе, ивах. Это, соответственно: *D. driophyla*, *D. quercus*, *D. relecta*, *D. exasperans*, *D. scobina*, *D. putator*, *D. formabilis*.

Известны несовершенные стадии у ряда видов, это, например, представители рода *Phomopsis*. Для этих грибов характерным является образование двух видов конидий одновременно: округлых (овальных) и длинных (цилиндрических). Последние бывают обычно изогнутыми, без перегородок. В дальнейшем на месте таких плодоношений формируются перитеции сумчатой стадии грибов.

Таблица 5



## 2.2.2. Характеристика патогенных грибов-дискомицетов

Плодовые тела дискомицетов (*Discomycetales*) формируются в виде апотециев - блюдцевидных образований. В начальной стадии развития плодовые тела закрытые. Но по мере созревания апотеции раскрываются и принимают блюдцевидную, чашковидную или бокаловидную форму. Верхняя сторона их несет гимений, состоящий из сумок и парафиз. В основе классификации дискомицетов лежат следующие признаки: способ раскрытия плодовых тел, их консистенция и окраска, строение парафиз и спор. Конидиальная стадия встречается сравнительно редко. У некоторых дискомицетов в цикл развития входит склероциальная стадия. Наибольшее количество паразитных форм дискомицетов относится к порядкам *Hysteriales*, *Phacidiales*.

Гистериевые (*Hysteriales*) имеют кожистые или деревянистые плодовые тела, преимущественно погруженные в субстрат и покрытые темным кроющим слоем, который при созревании сумкоспор разрывается узкой продольной щелью. Это паразиты на листьях и хвое или сапротрофы на ветвях и древесине. Фацидиевые (*Phacidiales*) дискомицеты имеют темноокрашенные апотеции, погруженные в склероциальное ложе или субстрат, вначале прикрытые, а затем раскрывающиеся широкой щелью или разрывающиеся лопастями, обнажая слой сумок. Это, преимущественно, паразиты и сапротрофы. Третий порядок, пецицовые (*Pezizales*), представлен, в большинстве своем, сапротрофами и характеризуется мясистыми, светлоокрашенными плодовыми телами, в большинстве случаев блюдцевидной формы, на ножке. В лесном хозяйстве вредят, в основном, грибы родов: *Phacidium*, *Clithris*, *Rhytisma*, *Lophodermium*, *Hypodermella*, *Cenangium*, *Dasyscypha*, *Pseudopeziza*, *Scleroderris*, *Hypodermella*, *Ascocalyx*, *Tympanis*.

2.2.2.1. Виды родов *Phacidium*, *Clithris*, *Rhytisma* принадлежат к порядку *Phacidiales*. Широко распространенными и хорошо изученными представителями этого порядка являются: *Ph. infestans*, паразитирующий на хвое молодых сосен в питомниках и лесных культурах, *Cl. quercina*, вызывающий засыхание и отмирание ветвей и побегов дуба, *Rh. acerinum*, *Rh. salicinum*, вызывающие черную пятнистость листьев клена, ивы. *Ph. infestans* известен как возбудитель снежного шотте. Апотеции гриба многочисленные, развиваются на посеревшей хвое, располагаются группами, округлые, вскрываются несколькими лопастями; гимений коричневый; сумки булавовидные; споры эллиптические, одноклеточные, бесцветные.

Существует еще один вид - *Ph. lacerum*, также развивающийся на живой хвое сосны. Этот вид менее известен. Отличается он от *Ph. infestans* более мелкими спорами. Созревание апотециев у него происходит к концу лета и осенью. Несовершенные стадии относятся к *Leptostromataceae* и близким к ним родам.

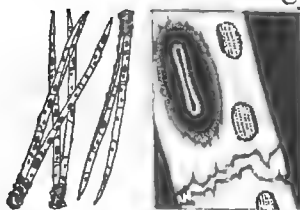
Достаточно изучен также гриб *Clithris quercina*, паразитирующий на дубе. Апотеции этого гриба продолговатые, выступают из трещин коры. Гимениальный слой покрыт сероватым мучнистым налетом. В булавовидных сумках развиваются нитевидные споры, с многочисленными каплями масла. Созревание сумок происходит в первую половину лета. Менее известен *Cl. crispa*, паразитирующий на ветвях сосны, лиственницы.

Гриб *Rhytisma acerinum* (табл. 6) достаточно легко диагностируется по округлым черным пятнам на листьях, в пределах которых развиваются массивные плодоношения гриба. На листьях, лежащих на земле, после зимнего покоя черное ложе разрывается, обнажая серый гимений с булавовидными сумками и нитевидными спорами. Приблизительно через три недели на новых листьях появляются признаки заражения (мелкие желтоватые пятна) и развивается конидиальная стадия гриба - *Melasmia acerina*. Конидиеносцы этой стадии развиваются тесными группами и отчленяют многочисленные цилиндрические конидии. Конидиальная стадия в заражении листьев не участвует.

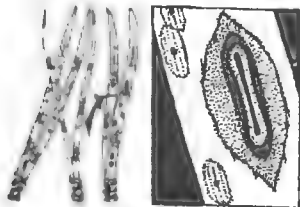
На листьях кленов отмечается еще один вид - *Rh. punctatum*. По своему развитию он схож с *Rh. acerinum*. На листьях различных видов ив паразитирует *Rh. salicinum*.

2.2.2.2. Виды родов *Lophodermium*, *Hypoderma* (табл. 6) и *Hypodermella* относятся к порядку *Hysteriales*. Апотеции у этих грибов линейные (реже удлинненно-эллипсоидальные), темные, вполне погруженные в субстрат и из него не выступающие. Оболочка кожистой консистенции, щелевидное устье выступает через прорванный эпидермис. Гифы оболочки весьма чувствительны к изменению влажности: во влажную погоду оболочка расходится, щель становится шире и обнажается гимений, а в сухую она снова сближается и гимений закрывается. Сумки преимущественно цилиндрические, споры бесцветные, удлинненные, порою равны по длине сумкам. У некоторых видов известны несовершенные стадии, относящиеся к роду *Leptostroma* и *Leptostromella*.

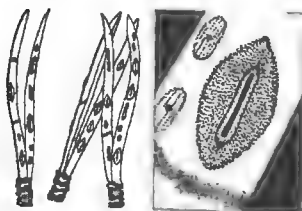
Сумчатая стадия



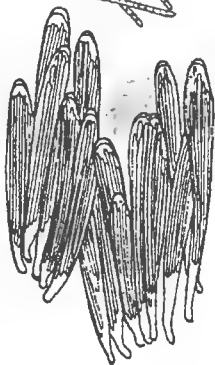
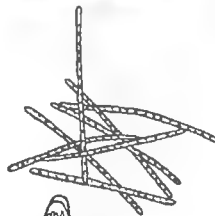
*Lophodermium pinastri*



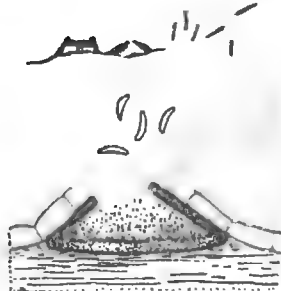
*L. conigenum*



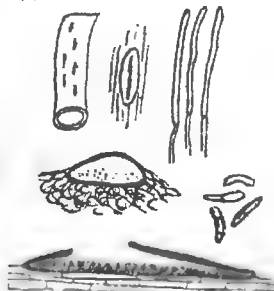
*L. seditiosum*



Несовершенная стадия



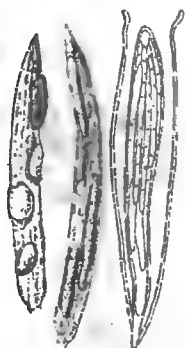
*Leptostroma*



*Leptostromella*

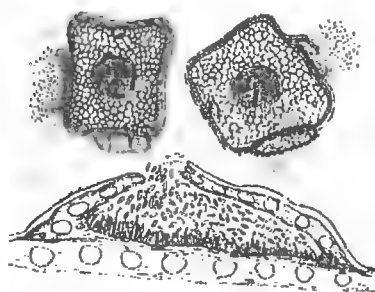
Таблица 6 (продолжение)

Сумчатая стадия



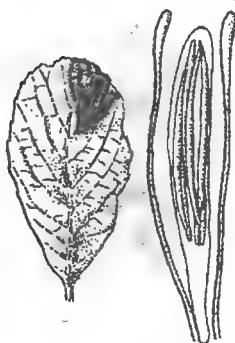
*Lophodermium macrosporum*

Несовершенная стадия

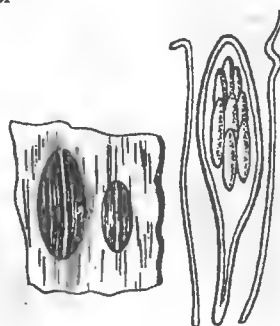


*Leptostroma*

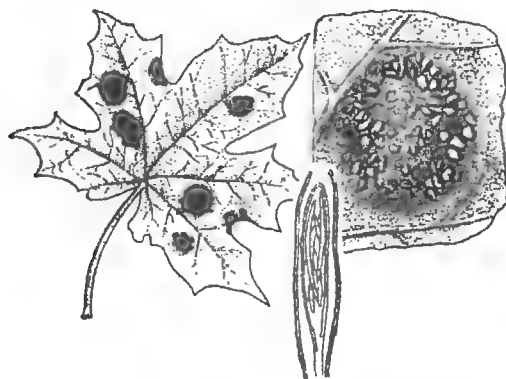
Сумчатая стадия



*Rhytisma salicinum*



*Hypoderma brachysporum*



*Rhytisma acerinum*



Заболевание, известное как обыкновенное или летнее шютте сосны и кедра, вызывается грибами *Lophodermium seditiosum*, *L. pinastri*, причем возможно их комплексное развитие. Шютте сеянцев (в питомниках и теплицах), саженцев, подроста, культур и молодняков сосны в возрасте до 5 лет вызывается, преимущественно, *L. seditiosum*, и лишь изредка – *L. pinastri*. На опавшей хвое у деревьев в 6-14-летнем возрасте, в культурах и молодняках сосны одновременно встречаются оба гриба. Начиная с 15-летнего возраста, сосну поражает *L. pinastri*, развиваясь, преимущественно, на хвое старых возрастов.

Первые признаки поражения хвои грибом *L. seditiosum* появляются уже в конце октября - начале ноября, в виде пятен желтого цвета по всей длине хвои. В этот период на хвое встречаются пикниды гриба. Сразу после схода снега хвоя отмирает и краснеет. Зачатки апотециев образуются на мертвой хвое в конце июня - начале июля, а их созревание происходит 2-3 недели спустя.

При поражении хвои *L. pinastri* продолжительность инкубационного периода (до образования пикнид гриба *Leptostroma pinastri*) составляет 1-3 месяца, до образования апотециев – от трех месяцев до полутора лет. Аскоспоры начинают созревать и выбрасываться через полтора-четыре месяца, т. е. в условиях Московской области - с половины августа до ноября. Апотеции образуются на опавшей хвое через год после заражения.

Как диагностический признак, для отличия одного вида гриба от другого, помимо строения плодоношений следует учитывать преимущественное отсутствие поперечных черных линий на хвое в случае поражения ее *L. seditiosum*. Размер спор обоих грибов почти одинаков, и ориентироваться на этот признак достаточно проблематично. Так у *L. pinastri* споры 80-105×2-3 мкм (по Наумову Н.А. 75-140×1-2 мкм), у *L. seditiosum* 90-115×3 мкм.

На хвое сосны отмечается еще *L. conigenum*.

Эти три вида грибов-патогенов могут развиваться совместно. Виды рода *Lophodermium* поражают, кроме сосны, еще ель и пихту. На хвое ели паразитирует *L. macrosporum*, на хвое пихты – *L. nervisequium*. Оба вида формируют характерные черные линейные апотеции, превышающие по длине половину хвоинки, и они достаточно достоверно диагностируются.

Грибы из рода *Hypoderma* (табл. 6) поражают хвою либо ветви у лиственных пород, вызывая усыхание. Плодоношение (апотеции) удлиненные, черные, кожистые, вскрывающиеся продольной трещиной. Сумки ве-

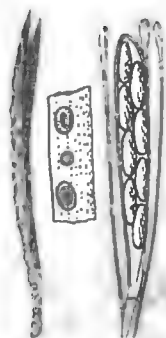
ретеновидно-булавовидные, споры веретеновидные, длинные, бесцветные, с одной перегородкой. Несовершенные стадии относятся к роду *Lep-tostroma*. По внешнему виду плодоношения этих грибов напоминают тако-вые у рода *Lophodermium*, однако следует учитывать, что виды *Lophoder-mium* значительно более вредоносны для лесных пород. *Hypoderma* отно-сятся к слабым паразитам и селятся на хвойных – *H. pinicola* (на хвое со-сны обыкновенной), *H. brachysporum* (на хвое сосны веймутовой) и лист-венных – *H. commune* (на ветвях) породах. Известны также *H. lethale* и *H. pedatum*, развивающиеся на хвое американских сосен.

Из рода *Hypodermella* на хвое сосны паразитирует гриб *H. sulcigena*, на хвое лиственницы – *H. laricis*. Первый гриб вызывает серое шютте со-сны в культурах и молодняках естественного происхождения. Зараженная в июне-июле хвоя постепенно отмирает с кончиков, к августу приобретая фиолетово-бурую окраску, а в течение зимы становясь серой. Весной на отмершей хвое образуются удлинённые линейные плодовые тела – апоте-ции, с продолговатыми цилиндрическими сумками. *H. sulcigena* поражает сосну в возрасте от 3 до 10 лет, реже – до 30 лет. Известна несовершенная стадия этого гриба из числа пикнидиальных – *Hendersonia acicola*.

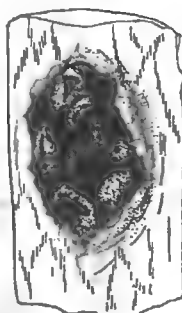
*H. laricis* вызывает усыхание хвои лиственницы. Пораженная хвоя становится красновато-коричневой, закручивается, оставаясь на укорочен-ных побегах на зиму. Снизу хвои образуются эллиптические черные кожис-тые апотеции, длиной до одного миллиметра, располагающиеся вдоль хвои. Отсюда инфекция распространяется на вновь образующиеся побеги. Известны также *H. cerins* и *H. concolor*, поражающие хвою американских сосен, *H. punctata*, развивающаяся на хвое пихт.

2.2.2.3. К семейству *Dermataceae* принадлежат два рода – *Ascocalyx* и *Tympanis* (табл. 7), грибы которых вызывают отмирание ветвей хвойных и лиственных пород. Характерным признаком таких грибов является то, что апотеции возникают на более или менее хорошо образованной строме, залегающей под корой. Они темноокрашенные, часто черные, вначале замкнутые, на широкой и короткой ножке, позже прорываются и раскры-ваются круглым отверстием, обнажая черный гимениальный слой. Пикни-диальные стадии относятся к родам *Micropera*, *Micula*, *Pycnocalyx*.

Сумчатая стадия



*Cenangium acicolum*



*C. abietis*

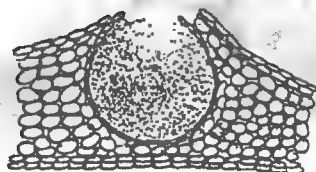


*C. populneum*



Аналог *C. abietis* *Tryblidiopsis pinastri*

Несовершенные стадии



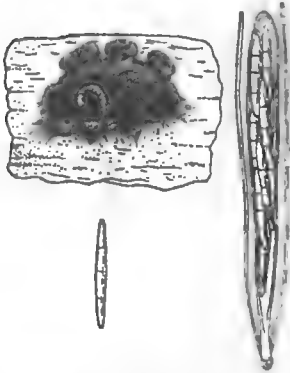
*Dothichiza*



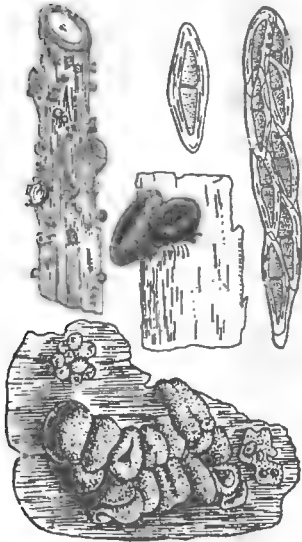
*Micropera*

Таблица 7 (продолжение)

Сумчатая стадия

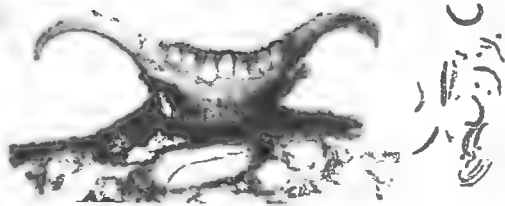


*Ascocalyx abietis*

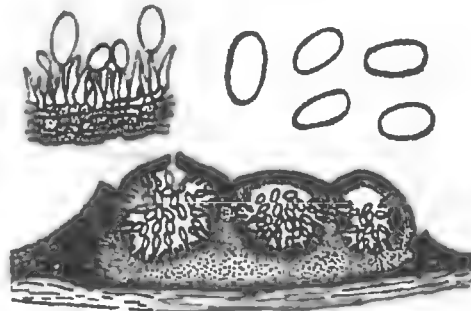


*Tympanis pinastri*

Несовершенная стадия



*Pycnocalyx abietis*



*Dothiorella*

Род *Ascocalyx* формирует апотеции, возникающие на скрытой в коре, позже прорывающейся, черной, плотной, округлой строме, располагающиеся в некотором количестве на ее периферии. Развивается на ветвях *Abies sibirica*. Пикнидиальная стадия *Pyrenocalyx* заселяет живые ветви пихты и может быть обнаружена в течение круглого года, однако в зрелом состоянии наблюдается в конце лета и осенью. Следует указать, что род *Ascocalyx* был описан Наумовым Н.А. в 1925 г., в связи с чем применение родового названия *Ascocalyx* к грибам рода *Scleroderris*, предпринятое Schlaepfer и Bernhard в более позднее время, неправомерно по правилам ботанической номенклатуры.

Грибы рода *Tympanis* формируют крупные, разбросанные одиночно или собранные в группы черные апотеции, роговидной консистенции. От *Ascocalyx* отличаются спорами двоякого рода. Они бывают крупные, удлиненно-эллипсоидальные с 1-3 перегородками и бактериоподобные, очень мелкие, округлые или палочковидные, заполняющие всю сумку. Известен *T. pinastri*, развивающийся как сапротроф с паразитными наклонностями на ветвях ели, сосны, пихты, лиственницы. На лиственных породах развиваются *T. saligena* и *T. spermatispora*. Пикнидиальные стадии относятся к роду *Dothiorella*.

2.2.2.4. Грибы семейства *Cenangiaceae*, в отличие от предыдущих, формируют апотеции обычно светлой (реже темной) окраски, образующиеся на строме одиночно или скученно. Гимений вогнутый, светлый или темноватый. Хозяйственное значение имеют грибы рода *Cenangium* (табл. 7), развивающиеся как сапротрофы с явным паразитическим уклоном на ветвях древесных пород и кустарников. *C. abietis* вызывает ценангиевый рак; болезнь начинается с верхушечной почки, захватывает главный побег или побеги боковых ветвей. Гриб поражает, преимущественно, 2-8-летние побеги и не затрагивает более старые, имеющие толстую кору. Хвоя на пораженных побегах буреет и засыхает, опадая к середине лета. На поверхности коры отмерших частей дерева появляются многочисленные, скученные в небольшие группы, темно-коричневые плодоношения гриба – апотеции. Пикнидиальная стадия *Dothichiza ferruginosa*. Пикниды вначале шаровидные, без устьица, затем блюдцевидные, широко раскрывающиеся на вершине, сидячие, на короткой ножке. Конидии веретеновидные, эллипсоидальные, одноклеточные, небольшие. Развиваются на ветвях и хвое пихты, лиственницы, сосны.

Аналогом (т. е. видом, визуально похожим по внешнему виду плодоношений) *Cenangium abietis* является гриб-сапротроф *Tryblidiopsis pinastri* (табл. 7). Однако споры у этого гриба двухклеточные, с толстой оболочкой, что является хорошим отличительным признаком.

На хвое сосен возможно развитие еще одного вида – *C. acicolum*, вызывающего гибель и опадание хвои. Этот вид отличается от предыдущего большими размерами спор и сумок. Определенное сходство этот гриб имеет с *Phacidium infestans*, однако сумки и споры его меньше в два раза, что способствует легкости их различия и легко диагностируется. На тополях (осине) известен *C. populneum*, апотеции которого, скученные по 6-12, разрывают кору и выступают над субстратом. В силу взаимного давления плодоношения неправильно-угловатые, чашевидные, серовато-бурые, кожистой консистенции. Пикнидиальная стадия – *Dothichiza populina*. На ольхе и орешнике известен *C. furfuraceum*, однако встречается он редко. В литературе упоминается еще одна несовершенная стадия грибов рода *Cenangium* – гриб *Micropera*.

2.2.2.5. Виды рода *Scleroderris* (сем. *Heterosphaeriaceae*) (табл. 8) достаточно близки по диагностическим признакам к *Cenangium*. Недаром систематики рассматривали эти роды как синонимы. Сходство морфологических признаков позволило в разное время относить одни и те же виды грибов к родам *Godronia*, *Scleroderris*, *Cenangium*, *Tympanis*, *Phacidium*, *Tryblidium*, а в последнее время и к *Ascocalyx*, внося определенную путаницу при определении и идентификации грибов. Для лесного хозяйства значимым видом является *Scleroderris lagerbergii*, вызывающий побеговый рак или склеродерриоз сосны, кедра, лиственницы и ели. В питомниках гриб вызывает усыхание сеянцев, в культурах и молодняках – некрозы, часто опоясывающие стволы. Иногда развитие раковых язв стволов приводит к гибели дерева.

Аналогом *Scleroderris lagerbergii*, имеющим с ним определенное внешнее сходство, является гриб-сапротроф *Crumenula pinicola* (табл. 8). Однако споры у этого гриба веретеновидные, по 4 в ряд, с 1-3 поперечными перегородками, иногда одноклеточные, что является хорошим отличительным признаком. В фитопатологической литературе известна обширная синонимика этого вида. В разные годы он фигурировал как *Crumenula abietina*, *Gremmeniella abietina*, *Ascocalyx abietina*. Учитывая дату опубликования Фризом диагноза рода *Scleroderris* в 1823 г., считаем приоритетным для вида родовое название *Scleroderris*, а все остальные – синонимами.

Таблица 8

Сумчатая стадия

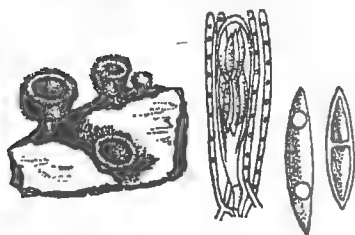


*Scleroderris lagerbergii*

Аналоги *Scleroderris*



*Crumenula sororia*



*Crumenula pinicola*

Несовершенная стадия

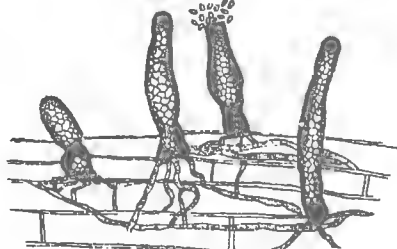


*Brunchorstia pinea*

Аналоги *Brunchorstia*



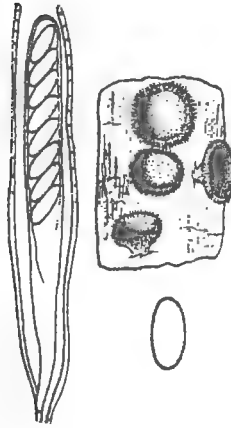
*Sclerophoma pityophila*



*Sphaeronaema cylindricum*

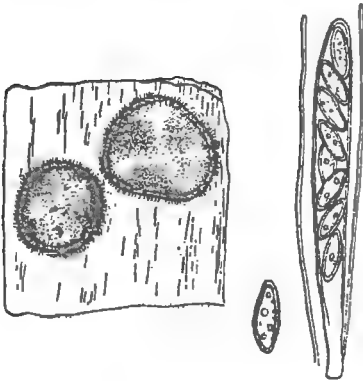
Таблица 8 (продолжение)

Сумчатая стадия

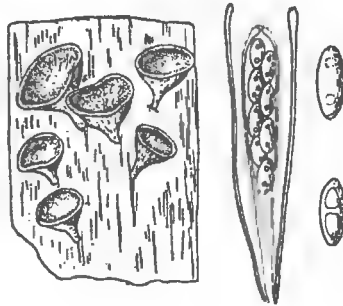


*Dasyscypha willkommii*

Аналоги *D. willkommii*



*Dasyscypha calyciformis*



*Helotium citrinum*



Считаем, что патоген является вторичным паразитом, поселяющимся на физиологически ослабленных растениях. Первопричиной вызываемой им болезни считается повреждение неодревесневших побегов низкими температурами или несовпадение ритма развития молодых деревьев с продолжительностью вегетационного периода. Заболевание распространяется по растению с вершины, вызывая отмирание не только почек и хвои, но и камбия. На обесцвеченной нижней части хвои или в местах ее прикрепления к побегам, на однолетних побегах, реже - на почках усыхающих или уже засохших растений, в начале вегетационного периода, иногда поздней осенью, появляются черные, округлые пикниды – конидиальное спороношение гриба *Brunchorstia pinea*. В пикнидах содержится большое количество бесцветных, серповидных, с 2-5, чаще 3, перегородками заостренных на концах конидий, по форме напоминающих макроконидии видов рода *Fusarium*. Коренное отличие заключается во внешнем виде спороношений. Конидиальное спороношение *Fusarium* выглядит как скопление белых, розоватых, порошащих подушечек возле корневой шейки погибшего сеянца и пикниды предыдущего гриба не напоминает. Определенное внешнее сходство плодоношения *Brunchorstia* имеют с грибами-сапротрофами *Sphaeronema cylindricum* и *Sclerophoma pitiophyla*, что может привести к ошибке в определении. Однако у этих грибов конидии в плодоношениях одноклеточные, почти эллипсоидальные, бесцветные, многочисленные и очень мелкие, что является хорошим отличительным признаком.

*Scleroderris lagerbergii* со своей конидиальной стадией *Brunchorstia pinea* был известен ранее в Европе (Северной, Центральной и Западной), в Северной Америке и на севере Японии. В России он фиксировался в питомниках Поволжья, Северо-Запада (Архангельская, Мурманская, Ленинградская области), в Томской области. Нами *S. lagerbergii* совместно с *B. pinea* найден в лесных культурах сосны Республики Марий-Эл, а также на о. Сахалин, где поражаются культуры сосны, а также кедровый стланик.

В ряде случаев виды *Scleroderris* заселяют березу – *S. seriata* и иву – *S. fuliginosa*. Первый вид развивается под корой берез, прорываясь сквозь нее матово-черными апотециями кожистой консистенции. *S. fuliginosa* покрывает ветви ивы большим количеством сажистых апотециев, расположенных тесными группами. Развивается летом на отмирающих ветвях кустарниковых ив. У этого вида известна конидиальная стадия – *Pilidium fuliginosum*, формирующая пикниды, скученные на черной войлочной подстилке.

2.2.2.6. Виды рода *Dasyscypha* (табл. 8) относятся к сем. *Helotiaceae* и характерны тем, что апотеции по всей наружной поверхности или только по краю покрыты волосками. У *Dasyscypha* апотеции поверхностные, на короткой ножке или сидячие, вначале - шарообразные, замкнутые, позже - раскрывающиеся, с ярко окрашенным диском, по краю густо усеянные волосками. Известны: *D. willkommii*, поражающий лиственницу и *D. calyciformis*, развивающийся на ветвях пихты, сосны, лиственницы. *D. willkommii* – гриб с маловыраженными паразитными свойствами, развивается на ветвях и стволах лиственницы, вызывая рак лиственницы и последующее отмирание пораженных участков. Апотеции обычно разбросаны по ветвям, реже - скупенные, снаружи - войлочные, белые или сероватые, раскрывающиеся округлым отверстием, обнажая оранжевый диск. Гриб встречается повсюду как сапротроф на отмирающих на дереве и опадающих на землю ветвях лиственницы. Даже там, где он достоверно установлен как паразит, возбудитель рака ветвей и стволиков лиственницы, развитие его начинается в качестве сапротрофа на ветвях, отсюда его мицелий постепенно распространяется в кору, луб и камбий.

Гриб почти тождественен с *D. calyciformis*, обычным сапротрофом на ветвях хвойных пород. Будучи весьма сходными по внешнему виду, они хорошо различаются по микроскопическим признакам, в первую очередь по величине спор. У *D. calyciformis* споры меньше почти в три раза. Старое название *D. willkommii* – *Helotium willkommii*, поскольку ранее его относили к роду *Helotium*. В этой связи следует упомянуть еще одного двойника *D. willkommii* – *Helotium citrinum*. Эти грибы порою путают друг с другом, хотя они отличаются по внешнему виду. *H. citrinum* – сапротроф, формирует многочисленные лимонно-желтые голые апотеции на опавших на землю ветвях.

### 2.2.3. Характеристика патогенных мучнисторосяных грибов

Мучнисторосяные грибы (*Erysiphales*) вызывают болезнь, известную под общим названием "мучнистая роса". Они имеют хорошо развитую поверхностную грибницу, от которой внутрь субстрата отходят присоски, или гаустории. Грибница покрывает все надземные части растения в виде белого, впоследствии темнеющего мучнистого налета, пораженные растения часто выглядят как бы обсыпанными мукой, в связи с чем эти грибы и получили свое название.

Размножение мучнисторосяных грибов происходит двумя способами – бесполом (гаплоидным) и половым (диплоидным). Бесполое размножение происходит при помощи конидий, образующихся в большом количестве и в нескольких генерациях в течение вегетационного периода. Конидии легко распространяются воздушными течениями, заражают новые растения, и таким образом идет массовое распространение гриба в период вегетации растений. Конидиальная стадия мучнисторосяных грибов получила название *Oidium*. Конидии этой стадии недолговечны. Они гибнут обычно через неделю после появления от высыхания, а также от высоких или низких температур. Сумчатое спороношение образуется в закрытых плодовых телах (клейстокарпиях), которые более или менее погружены в мицелий или располагаются на его поверхности в виде темных шариков размером 0,1-0,2 мм с разнообразной формы придатками. Придатки обладают большой гигроскопичностью и при изменении влажности меняют свое положение и тем способствуют отделению зрелых клейстокарпиев от субстрата. Клейстокарпии представляют зимующую стадию гриба и служат для сохранения вида в течение неблагоприятного периода года. Несмотря на то, что закладываются они на мицелии осенью, полного созревания обычно достигают только весной, т.е. к началу следующего вегетационного периода. Весеннее возобновление мучнисторосяных грибов, как правило, осуществляется при заражении растений спорами, вышедшими из сумок. Аскоспоры длиной в среднем 20 мкм, конидии 20-50 мкм.

Накоплению инфекции мучнисторосяных грибов способствует теплая затяжная осень, а образование конидий особенно обильно в сухую солнечную погоду.

Мучнисторосяные грибы являются чрезвычайно специализированными облигатными паразитами. Их отрицательное воздействие на развитие растения-хозяина обусловлено несколькими причинами. Многие виды мучнисторосяных грибов влияют на обменные процессы, идущие в органах питающих растений, и обуславливают разрастание пораженных тканей, вызывая деформации и уродства органов питающих растений. Они поглощают значительное количество органических веществ, синтезированных хозяином. Покрывая зеленые органы растения, мицелий мучнисторосяных грибов также поглощает и отражает значительное количество света и испаряет влагу, что вызывает нарушение физиологических функ-

ций листьев (фотосинтез, дыхание, транспирацию), степень которого находится в прямой зависимости от степени поражения листьев. В результате этого поражения листья засыхают и опадают. Преждевременное опадение листьев приводит к тому, что побеги не успевают одревеснеть и отмирают при перезимовке. Пораженные мучнистой росой побеги отмирают уже после ранних осенних заморозков. В результате массового поражения листьев мучнистой росой растения ослабляются, снижается декоративность и эстетическая ценность насаждений.

Известно более 500 видов мучнисторосяных грибов, которые разделяют на несколько родов, различающихся числом формирующихся сумок в клейстокарпиях и формой и ветвлением придатков плодовых тел (табл. 9).

Таблица 9.

Особенности морфологии мучнисторосяных грибов

| Число сумок<br>в клейсто-<br>карпии | Форма придатков                        |                                   |                                |                                                            |                     |
|-------------------------------------|----------------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------|------------------------------------------------------------|---------------------|
|                                     | простые<br>нитевидные                  | простые или<br>разветвлен-<br>ные | дихотомически<br>разветвленные | на концах спирально<br>закрученные или<br>загнутые крючком | игольчатые          |
| Одна                                | <i>Sphaerotheca</i>                    | -                                 | <i>Podosphaera</i>             | -                                                          | -                   |
| Две и более                         | <i>Erysiphe</i> ,<br><i>Leveillula</i> | <i>Trichocladia</i>               | <i>Microsphaera</i>            | <i>Uncinula</i>                                            | <i>Phyllactinia</i> |

Для лесного хозяйства важное значение имеют следующие роды мучнисторосяных грибов: *Microsphaera*, *Phyllactinia*, *Podosphaera*, *Sawadaea*, *Uncinula*, *Uncinuliella* (приложение 1). Виды таких родов, как *Erysiphe* и *Sphaerotheca*, поражают, как правило, травянистые растения, но отдельные представители этих родов также являются возбудителями мучнистой росы древесных пород и кустарников. Из основных лесообразующих пород от мучнистой росы сильно страдают дуб, бук, ясень, граб, береза, клен, из прочих древесных пород - ива, тополь, ольха, рябина, черемуха, яблоня, груша, из кустарников - лещина, бузина, терн, смородина и другие. Сильно мучнистой росой поражаются также боярышник, барбарис, сирень, желтая акация, которые широко применяются в озеленении городов.

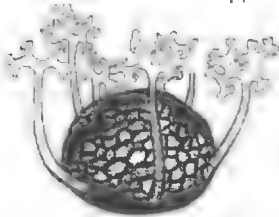
2.2.3.1. Род *Microsphaera* (табл. 10). Мицелий поверхностный. Клейстокарпии шаровидные, снизу вдавленные, темно-коричневые, со многими (6-20) сумками. Придатки отходят от нижней части клейстокарпия, жесткие, прямые или согнутые, приподнимающиеся кверху, с грибницей не перепле-

тающиеся, на концах дихотомически разветвленные. Конидии одиночные.

Наиболее опасным и широко распространенным представителем этого рода является *Microsphaera alphitoides*, вызывающая мучнистую росу дуба. Заболевание появилось в России в начале двадцатого столетия и за несколько лет полностью охватило ареал произрастания растения-хозяина. В настоящее время это заболевание распространено по всему ареалу произрастания дуба, особенно страдает его молодое возобновление. Существует мнение, что мучнистая роса является одной из причин усыхания дубрав. Заражение происходит в начале лета сумкоспорами гриба из клейстокарпиев, перезимовавших на опавших листьях. В июне - начале июля на листьях появляется паутинистый налет грибницы в виде округлых пятен, который постепенно разрастается и покрывает всю поверхность листа. На грибнице в течение лета в большом количестве формируются конидии, и налет становится мучнистым. Конидии заражают новые листья, к концу лета мицелий уплотняется, становится войлочным, листья часто деформируются. К осени на них формируются клейстокарпии. Сумкоспоры созревают и распространяются на следующий год в мае-июне. Возбудитель причиняет существенный вред дубу черешчатому или обыкновенному, встречается на многих других видах дуба, а также на буке и каштане. Болезнь распространена по всему ареалу дуба, особенно в степной и лесостепной полосе европейской части России.

Известны: *M. betulae*, паразитирующая на листьях *Betula pubescens* и *B. verrucosa*; *M. penicillata* - на видах рода *Alnus*; *M. jaczewskii* - на сирени; *M. vanbruntiana* - на бузине.

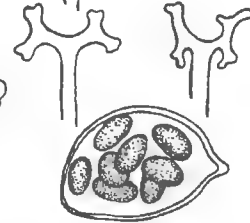
2.2.3.2. Род *Phyllactinia* (табл. 10). Грибница поверхностная. Клейстокарпии с несколькими сумками, придатки двух родов: одни шиловидные, со вздутием у основания, другие расположены на вершине клейстокарпия, разветвленно-кистевидные. Сборный вид, распадающийся на большое число форм и вариаций, приуроченных к паразитированию на разных растениях. Мучнистую росу листьев бука вызывает гриб *Phyllactinia guttata*, который встречается также на дубе, березе, осине, тополе, вязе, ольхе, грабе, каштане, рябине, иве и многих кустарниках (в том числе на лещине, барбарисе, сирени). На дубе также паразитирует *Ph. roboris*, на ясене - *Ph. fraxini*, листья боярышника поражает *Ph. mali*.



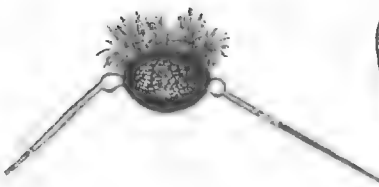
*Microsphaera betulae*



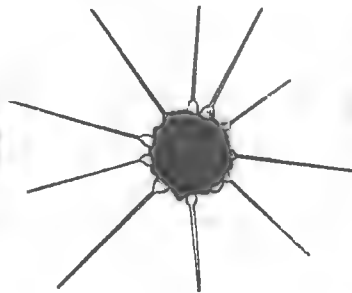
*Microsphaera penicillata*



*Microsphaera alphetoides*

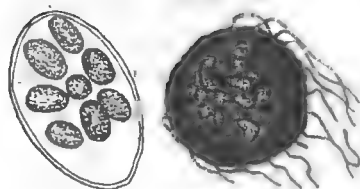


*Phyllactinia guttata*

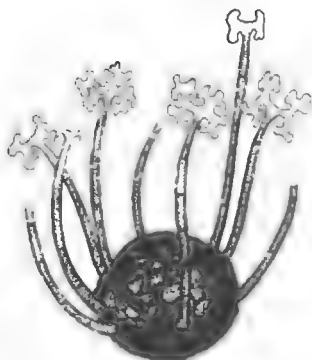


*Phyllactinia mespili*

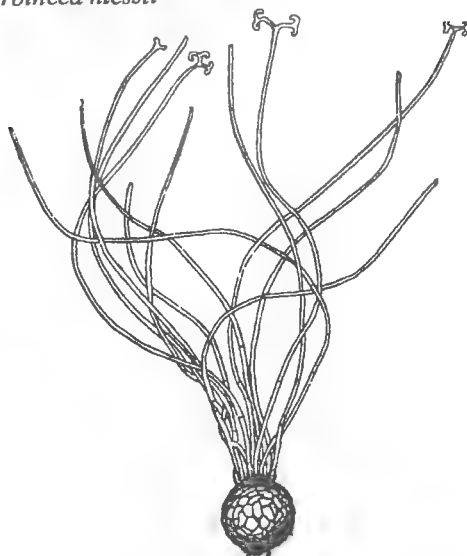




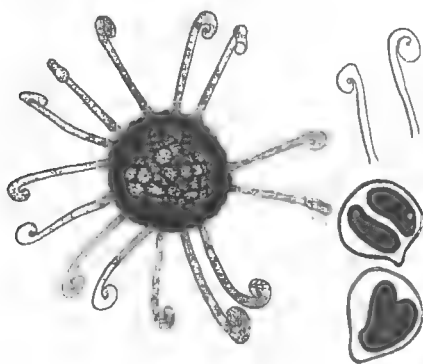
*Sphaerotheca niessli*



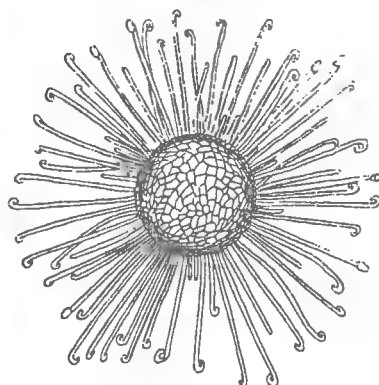
*Podosphaera clandestine*



*Podosphaera schlectendalii*



*Uncinula clandestine*



*Uncinula adunca*

2.2.3.3. Род *Podosphaera* (табл. 10). Мицелий поверхностный. Клейстокарпии с одной сумкой. Придатки расположены пучком у вершины клейстокарпия, немногочисленные, приподнимающиеся кверху, прямые, жесткие, с грибницей не переплетающиеся, на вершине дихотомически разветвленные. Конидии в цепочках. Известны: *Podosphaera auscupariae*, вызывающая мучнистую росу рябины, *P. clandestine*, паразитирующая на боярышнике, *P. tridactyla* - на черемухе, *P. leucotricha* - на яблоне и груше, *P. schlechtendalii* - на иве.

2.2.3.4. Род *Uncinula* (табл. 10). Грибница поверхностная. Клейстокарпии снизу вдавленные, со многими сумками. Придатки приподнимающиеся кверху, жесткие, прямые или изогнутые, на концах спирально загнутые или в форме крючков. Конидии в цепочках. Известна *U. adunca*, вызывающая мучнистую росу листьев ивы, тополя, осины, *U. aceris* - клена, *U. clandestina* - ильма.

2.2.3.5. Род *Sphaerotheca* (табл. 10). Мицелий грибов этого рода эпифитный. Клейстокарпии шаровидные с простыми нитевидными придатками, мало отличающимися от мицелия и переплетающимися с ним, в каждом клейстокарпии образуется одна сумка. Конидии в цепочках, бочонкообразные. Известны: *Sph. niesslii*, вызывающая мучнистую росу листьев рябины *Sorbus aria* и *S. latifolia*, и *Sph. pannosa*, паразитирующая на шиповнике.

2.2.3.6. Род *Erysiphe* (со многими специализированными формами разных растений). Мицелий поверхностный. В полости клейстокарпия всегда много сумок. Придатки, как у представителей рода *Sphaerotheca*, простые, нитевидные, сходные с мицелием и переплетающиеся с ним. Конидии в цепочках или одиночные. *E. vernalis* вызывает мучнистую росу листьев *Alnus incana*.

2.2.3.7. Род *Trichocladia*. Клейстокарпии с несколькими сумками (5-7 шт.). Придатки простые, расположенные у вершины пучком, часто сплетающиеся с придатками соседних клейстокарпиев. Известны *T. caraganae* и *T. robiniae* - возбудители мучнистой росы, соответственно, желтой и белой акации.

2.2.3.8. Род *Sawadaea*. Виды этого рода *S. bicomis* и *S. tulasnei* вызывают мучнистую росу листьев клена.

Три последних рода мучнисторосяных грибов большого хозяйственного значения не имеют.



### 2.3. Общая характеристика класса базидиальных грибов

Базидиальные грибы – второй класс высших грибов с хорошо развитым многоклеточным мицелием, достигающим большого разнообразия и сложности строения, и типичным для них базидиальным спороношением. Мицелий базидиомицетов преимущественно вторичный. Одноядерный (первичный) мицелий у большинства видов существует лишь короткое время, поэтому конидиальные спороношения у этих грибов встречаются сравнительно редко.

Характерным признаком грибов этого класса является наличие базидий – клеток, на которых экзогенно образуются базидиоспоры, обычно по 2-4. У некоторых базидиомицетов базидиоспоры образуются в неопределенном количестве (например, у головневых грибов). У более высоко организованных форм базидии образуют сплошной, так называемый "гимениальный", слой на плодовых телах разнообразной формы и строения. В зависимости от строения базидий класс базидиальных грибов разделяется на два подкласса: гетеробазидиомицеты (*Heterobasidiomycetes*) или фрагмобазидиомицеты (*Phragmobasidiomycetes*) и холобазидиомицеты (*Holobasidiomycetes*). У грибов первого подкласса базидии многоклеточные, разделенные поперечными, косыми или продольными перегородками (фрагмобазидии), у грибов второго подкласса – одноклеточные (холобазидии).

Споры базидиальных грибов – базидиоспоры, одноклеточные, чаще всего от шаровидной до эллиптической формы, большей частью с гладкой и тонкой оболочкой, бесцветные, темно- или яркоокрашенные, образуются на обычно хорошо выраженных зубчиках базидий – стеригмах. У очень небольшого числа форм (представителей порядка экзобазидиальных грибов) базидии возникают прямо на мицелии, у других грибов (головневые и ржавчинные) они образуются при прорастании покоящихся спор, предварительно формирующихся на вторичном мицелии.

К классу базидиомицетов принадлежат более 30 тыс. видов, относящихся к 8 порядкам и значительно большему числу семейств. Для одних порядков характерно наличие плодовых тел, иногда достаточно сложного строения, у других плодовые тела отсутствуют. В простейшем случае плодовые тела базидиомицетов представляют собой распростертое сплетение гиф, нарастающее своими краями на субстрате и несущее на поверхности базидии (резупинатные формы). Более высоко организованный тип плодо-

вого тела у трутовиков, образующих копытообразные плодовые тела, прикрепленные одной стороной к субстрату и несущие базидии на нижней поверхности, в трубочках, пластинках. У некоторых из этих грибов встречаются и резупинатные формы плодовых тел с трубочками или складками на поверхности. Наивысший тип развития плодового тела у шляпочных грибов, имеющих плодовые тела прямостоящие, на ножках и образующие базидии на нижней поверхности шляпки.

В подклассе холобазидиомицетов (*Holobasidiomycetes*) особенно большое значение для лесного хозяйства имеют гименомицеты, среди которых значительное место занимают возбудители гнилей растущих деревьев и разрушители древесины. Первый из порядков гименомицетов – *Aphyllphorales* включает семейство *Polyporaceae* (трутовые грибы), характеризующееся заметными плодовыми телами, хорошо развитыми у большинства представителей. Виды трутовых грибов достаточно хорошо изучены, этим грибам посвящено значительное количество специальной литературы. В этой связи в настоящее пособие мы не включили раздел, характеризующий афиллофоровые грибы.

В подклассе гетеробазидиомицетов (*Heterobasidiomycetes*) наиболее важное значение для лесного хозяйства имеют ржавчинные грибы пор. *Uredinales* (приложение 2).

### **2.3.1. Характеристика патогенных ржавчинных грибов**

Ржавчинные грибы (*Uredinales*) - облигатные паразиты на сосудистых растениях, не способные развиваться в искусственных культурах на питательных средах. В клетках мицелия содержатся капли масла, окрашенные в оранжевый цвет пигментом, близким к каротину. Такие же капли масла имеются в спорах. В связи с этим, пятна и налеты на растениях, вызываемые этими грибами, обычно бывают ржавого цвета, а вызываемые ими болезни названы ржавчиной.

Ржавчинные грибы по праву считаются опасными возбудителями грибных заболеваний лесных деревьев и кустарников. Эти грибы широко распространены во всех регионах России и наносят значительный ущерб лесному хозяйству страны. Наиболее значимы по степени ущерба заболевания хвойных пород - пихты, сосны, кедра, ели. Это раковые опухоли и смоляные язвы пихты, сосны, кедра, а также ржавчина шишек и хвои ели.

Мицелий ржавчинных грибов ветвящийся, многоклеточный, разви-

вающийся внутри питающей ткани, проходящий по межклетникам, с гаусториями, внедряющимися в полость самих клеток растения. У большинства форм распространение мицелия ограничено (местный мицелий), у некоторых видов он пронизывает целые побеги взрослого растения (диффузный мицелий). Первый недолговечен, тогда как второй является многолетним, сохраняясь из года в год в корневищах пораженных растений. В этом случае развивающиеся ежегодно побеги оказываются пронизанными гифами гриба и имеют необычный вид и анатомическое строение по сравнению с нормальными. К диффузному мицелию близок по своим биологическим свойствам зимующий мицелий, он располагается в древесных ветвях. Хотя он и ограничен в своем распространении, но все-таки разрастается нередко на значительное расстояние, вызывая в пораженных органах различные ненормальности в строении – опухоли, ведьмины метлы. Наоборот, местный мицелий имеет только ограниченное действие на пораженные ткани, хотя и вызывает иногда местную гипертрофию.

Ржавчинные грибы характеризуются сложным циклом развития, состоящим из ряда последовательно сменяющихся спороношений с характерными для каждого типа спорами.

У ржавчинных грибов имеется пять различных видов спор, которые в некоторых случаях все встречаются в цикле развития одного и того же гриба и обыкновенно чередуются в строгом порядке. У некоторых ржавчинных грибов может отсутствовать тот или иной вид и даже несколько видов спор.

1. Так называемые сперматии (пикноспоры) образуются в особых вместилищах (спермогонии, пикниды), из которых они выделяются в капле сладкой жидкости со своеобразным запахом. Спермогонии сходны по форме и строению с пикнидами, очень мелкие, желтоватого или бурого цвета, расположены под эпидермисом. Сперматии распространяются насекомыми и служат для оплодотворения. В номенклатуре ржавчинных грибов эта стадия обозначается цифрой "0".

2. Эцидиоспоры образуются частью в закрытых вместилищах (эцидиях), окруженных оболочкой (перидий) и позднее вскрывающихся, иногда на открытом ложе, лишенном оболочки. Они разносятся ветром, а иногда также при помощи насекомых. Спороношения обычно кувшиновидные или удлинненные, иногда мешковидной формы, крупные, оранжевые, оранжево-желтые или, реже, бесцветные. Эцидиоспоры (весенние споры)

развиваются всегда в цепочках, вместе с промежуточными клетками. В воде, а при достаточной влажности также и на воздухе, они обыкновенно прорастают в течение 24 часов и образуют ростковые трубки, которые проникают в устьице, поскольку прорастание происходит на соответствующем растении. Заражение эцидиоспорами сопровождается образованием грибницы и редко обуславливает развитие эцидиоспор; обычно же возникают уредоспоры, а позднее следующие за ними телейтоспоры; в тех же случаях, когда в цикле развития гриба не имеется уредоспор, возникают прямо телейтоспоры. В номенклатуре ржавчинных грибов эта стадия обозначается цифрой "I".

3. Уредоспоры обыкновенно возникают по одной на ножках в открытых ложах, реже в цепочках или окружены особой оболочкой (псевдоперидий). Распространение, прорастание и проникание ростовых трубок в питающие растения происходят как у эцидиоспор. Из уредоспор развивается и грибница, которая вновь дает уредоспоры, а позднее телейтоспоры; в некоторых случаях образования уредоспор не наблюдается, и грибница дает прямо телейтоспоры. Иногда уредоспоры прорастают сразу же, в других случаях они предварительно перезимовывают. Уредоспоры (летние споры) одноклеточные, коричневые, с шиповатой или бородавчатой оболочкой. Скопление уредоспор под эпидермисом обычно разрывает его, обнажая уредопустулы. В номенклатуре ржавчинных грибов эта стадия обозначается цифрой "II".

4. Телейтоспоры возникают различным образом – отдельно в тканях, в закрытых ложах, на раскрывающихся порошкообразных или плотных ложах, в виде коростиннок различной формы и образований внутри тканей. На основании этого признака различают роды ржавчинников. Телейтопустулы образуются на том же мицелии, что и уредопустулы, и часто телейтоспоры (зимние споры) последовательно замещают уредоспоры в той же пустуле. Телейтоспоры обычно более темные, чем уредоспоры, и могут вызревать, находясь внутри тканей растения-хозяина. В некоторых случаях телейтоспоры способны прорасти сразу же после созревания, но большей частью они развиваются после некоторого периода покоя (после зимовки), в течение которого они подвергаются влиянию погоды. В номенклатуре ржавчинных грибов эта стадия обозначается цифрой "III".

5. Споридии (базидиоспоры) отбрасываются от своих стеригм, на которых они возникают, с некоторой силой, достаточной для того, чтобы попасть в воздушные течения. При достаточной влажности они тотчас же прорастают, образуя ростовую трубку. Если прорастание происходит на соответствующем растении, то трубка проникает в ткани через кожу. Результаты заражения бывают различны. Из трубки развивается грибница, на которой обыкновенно образуются спермации. За ними следуют эцидии, а если они отсутствуют, то уредоспоры, если же нет и их, то телейтоспоры. В номенклатуре ржавчинных грибов эта стадия обозначается цифрой "IV".

В зависимости от наличия или отсутствия тех или иных спор различают типы ржавчинных грибов. У большинства ржавчинников образуются правильно друг за другом все пять форм спор в указанном порядке, это *Eu*-формы (например, *Eurussinia*). В некоторых случаях отсутствуют уредоспоры - *Opsis*-формы (например, *Pucciniopsis*), у других отсутствуют эцидии - *Brachy*-формы (например, *Brachypuccinia*), иногда образуются только телейтоспоры или же телейтоспоры со спермогониями (*Micro*- и *Lepto*-формы). Чаще всего все существующие формы спор развиваются на одном и том же питающем растении (*auto*-виды). Но часть меняет своих хозяев - спермогонии и эцидии обыкновенно находятся на одном питающем растении; уредоспоры же, если они существуют - на другом (*hetero*-виды). Наконец, существуют изолированные формы уредо- и телейтоспор, связь которых с другими еще не установлена.

Виды ржавчинных грибов, имеющие все указанные спороношения, называются полными - макроциклическими, они обычно разнохозяйные. Известны также неполные - микроциклические, как разнохозяйные, так и однохозяйные. Основное растение-хозяин для ржавчинного гриба - это растение, на котором развиваются II-III-IV стадии, промежуточный хозяин - растение, на котором развиваются 0-I стадии. Все типы спороношений с большой правильностью следуют друг за другом и служат для быстрого размножения и распространения грибов в течение вегетационного периода.

Для определения ржавчинных грибов обычно используются I-II-III стадии спороношения, хотя они могут быть найдены на разных растениях-хозяевах. Определение грибов по мицелию не практикуется.

Ржавчинные грибы разделяются на два больших семейства: *Melampsoraceae* и *Pucciniaceae*, различающихся строением телейтоспор.

### 2.3.1.1. Сем. *Melampsoraceae* - Мелампсоровые.

Телейтоспоры всегда без ножек, образуются внутри клеток эпидермиса или под ним, рассеяны или соединены в корочки, подушечки или колонки, одноклеточные, реже разделены на 2 и более клеток, иногда в цепочках. Виды преимущественно разнохозяйные. Эцидии с перидием, преимущественно на хвойных, но также на покрытосеменных. Семейство мелампсоровых включает в себя следующие роды: *Melampsora*, *Melampsoridium*, *Cronartium*, *Chrysomyxa*, *Coleosporium*, *Calyptospora*, *Hyalopsora*, *Melampsorella*, *Milesina*, *Pucciniastrum*, *Thecopsora*, *Uredinopsis*. Многие представители этих родов являются возбудителями болезней древесных пород и кустарников.

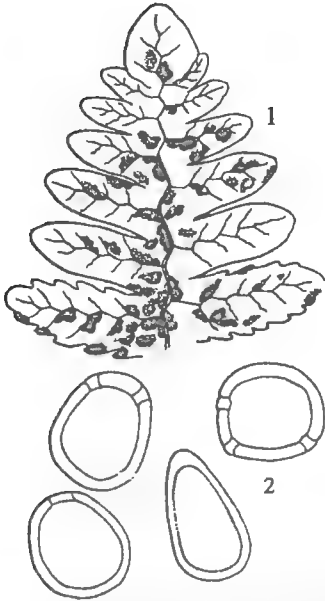
К роду *Melampsora* относятся грибы, у которых телейтоспоры, сросшиеся боковыми стенками, образуют под эпидермисом растений плотные корочки (табл. 11). Эцидиальное спороношение - в виде подушечек, не прикрытых эпидермисом. Между цепочками эцидиоспор нет бесцветных разделяющих нитей - парафиз. Уредоспоры одноклеточные, на ножках, между ними обычно имеются парафизы. Виды рода *Melampsora* большей частью меняют хозяев. Виды, сменяющие хозяев, образуют эцидии типа *Caecoma* (распростертые открытые спорочулки) частью на хвойных породах (*Pinus*, *Larix*, *Abies*), частью на однодольных (*Allium*, *Galanthus*, *Orchis*), частью на двудольных растениях (*Chelidonium*, *Corydalis*, *Ribes*, *Evonymus*). Уредо- и телейтоспоры образуются на видах *Populus* и *Salix*. Не меняющие хозяев виды известны на различных двудольных. Телейтоспоры, образующиеся в более или менее плотных коричневых коростинках, легко прорастают после зимнего покоя. Наиболее часто они паразитируют на деревьях лесных пород. Наиболее известные и значимые представители этого рода:

#### 1). *Melampsora abietis-capraearum* Tubeuf.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на *Abies pectinata*, II-III на *Salix capraea*.

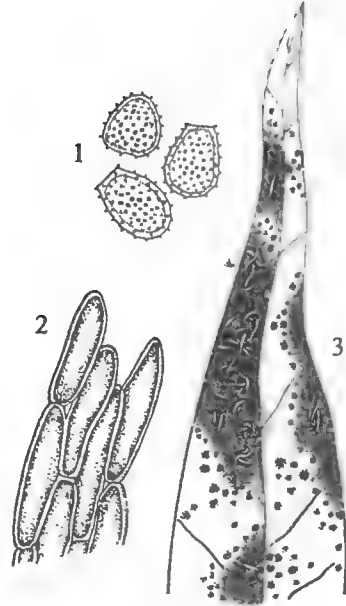
#### 2). *Melampsora pinitorqua* Rostr.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на молодых побегах, на хвое сеянцев и подроста сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), II-III на листьях осины (*Populus tremula*). Распространение: хвойно-широколиственные леса европейской части России, лесостепная зона Западной Сибири, южная и средняя равнинная тайга Дальнего Востока. Гриб является возбудителем опасного заболевания подроста сосны под названием "сосновый вертун", повреждает лесные культуры.



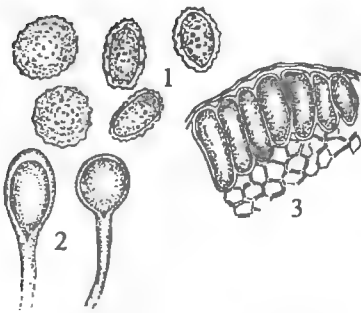
*Hyalopsora aspidiotus*

1 – пораженный лист,  
2 – уредоспоры



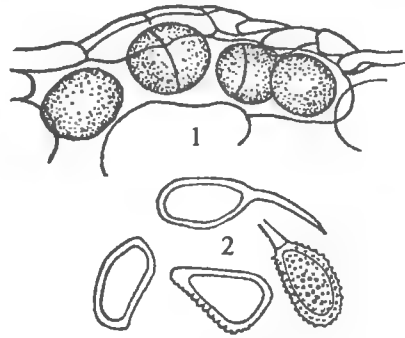
*Cronartium flaccidum*

1 – уредоспоры, 2 – телейтоспоры,  
3 – пораженный лист *Paeonia anomala*



*Melampsora larici-tremulae*

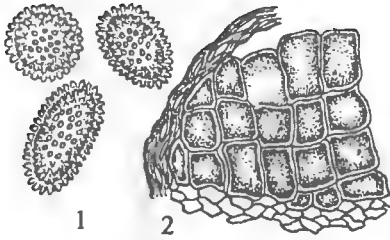
1 – уредоспоры, 2 – парафизы,  
3 – телейтоспоры



*Uredinopsis filicina*

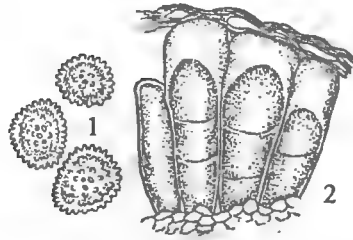
1 – телейтоспоры на *Phegopteris vulgaris*,  
2 – уредоспоры на *Dryopteris phegopteris*

Таблица 11 (продолжение)



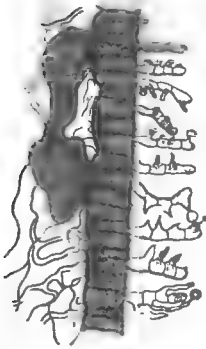
*Chrysomyxa ledi*

1 – эцидиоспоры на *Picea excelsa*,  
2 – разрез через подушечку  
телейтоспор на *Ledum*



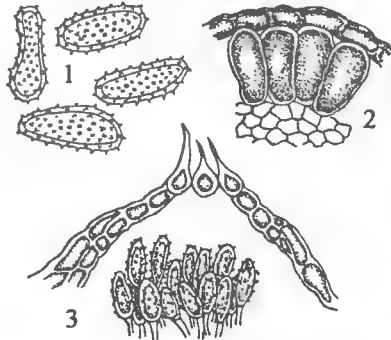
*Coleosporium campanulae*

1 – уредоспоры,  
2 – телейтоспоры на  
*Campanula trachelium*



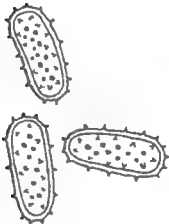
*Calyptospora goeppertiana*

Телейтоспоры в эпидермисе  
стебля брусники  
(прорастание)



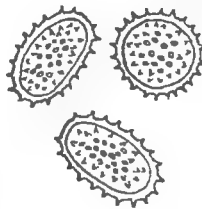
*Melampsoridium alni* на *Alnus*

1 – уредоспоры, 2 – телейтоспоры,  
3 – клетки, окружающие устья перидия,  
вытянутые в виде острых шипов



*Thekopsora sparsa*

Уредоспоры  
на *Mairania alpina*



*Pucciniastrum tiliae*

Уредоспоры  
на *Tilia amurensis*



*Milesina exigua*

Уредоспоры  
на *Polystichum Braunii*



3). *Melampsora larici-populina* Kleb.

Суп. *M. laricis* Hartig.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое *Larix*, II-III на листьях *Populus*. Распространение: европейская часть России, средняя равнинная тайга, предгорья, низко- и среднегорный пояса Сибири, долинные леса южной таежной зоны Дальнего Востока.

4). *Melampsora larici-pentandrae* Kleb.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое *Larix*, II-III на листьях *Salix pentandra* и близких видов. Распространение: европейская часть России, светлехвойные смешанные леса среднетаежной зоны, среднегорные высотные пояса и долины Сибири и Дальнего Востока.

5). *Melampsora larici-tremulae* Kleb.

Суп. *M. laricis* Hartig.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое *Larix*, II-III на листьях *Populus*. Распространение: европейская часть России, Западная и Восточная Сибирь, Дальний Восток. Встречается в светлехвойных и смешанных лесах, равнинной и горной тайге южно- и среднетаежной зоны на *Populus tremulae*, *P. davidiana*.

6). *Melampsora epitea* (Kunze et Schm.) Thuem.

Суп. *M. larici-epitea* Kleb.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое *Larix*, II-III на листьях *Salix* (*S. caprea* и близкие виды). Распространение: европейская часть России, Западная и Восточная Сибирь, Дальний Восток. Встречается в южной и средней равнинной светлехвойной тайге, низко- и среднегорном поясах среднетаежной зоны.

7). *Melampsora caprearum* (DC.) Thuem.

Суп. *M. larici-caprearum* Kleb., *M. salicina* (DC.) Lev.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое *Larix*, II-III на листьях *Salix caprea* и близких видов. Распространение: светлехвойные смешанные леса европейской части России, южная и средняя равнинная тайга, низкогорный пояс южно-таежной зоны Сибири и Дальнего Востока.

8). *Melampsora allii-populina* Kleb. Вид макроциклический разнохозяйный. Стадия 0-I на листьях и стеблях лука (*Allium*) и аронника (*Arum*), II-III - на листьях тополя (*Populus*). Распространение: европейская часть России, Кавказ, Дальний Восток. Встречается в долинных лесах и культу-

пах на *Populus canadensis*, *P. davidiana*, *P. koreana*, *P. laurifolia*, *P. maximowiczii*, *P. simonii*, *P. suaveolens*.

9). *Melampsora ribesii-purpurea* Kleb.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на листьях *Ribes*, II-III на листьях *Salix*. Распространение: долинныя леса европейской части России, средняя равнинная и горная тайга Западной и Восточной Сибири и Дальнего Востока.

10). *Melampsora magnusiana* Wagn. ex Kleb. Вид макроциклический разнохозяйный. Стадия 0-I на листьях чистотела (*Chelidonium*), хохлатки (*Corydalis*), II-III на листьях тополя (*Populus*). Распространение: европейская часть России, Кавказ, Западная Сибирь, Дальний Восток. Встречается в хвойно-широколиственных и долинных смешанных лесах.

11). *Melampsora amygdalinae* Kleb. Вид макроциклический однохозяйный. Все стадии на листьях ивы (*Salix triandra* и близкие виды). Распространение: европейская часть России, Западная Сибирь, Дальний Восток. Встречается в равнинно-долинных лиственных лесах.

12). *Melampsora salicina* Lev.

На видах *Salix*, сборный вид, разнохозяйный, с полным циклом развития, распадается на большое число видов и рас, которые морфологически трудноотличимы. Отличаются они специализацией к разным видам ив, а также выбором эцидиального хозяина. Питающими растениями для эцидиальной стадии служат представители самых различных семейства и родов: *Larix*, *Abies*, *Ribes*, *Corydalis*, *Saxifraga* и др. Вид недостаточно изученный. Зарегистрирован на многих видах ив, произрастающих в Западной и Восточной Сибири.

В роде *Melampsoridium* уредоспоры на ножках не срастаются, а все уредоспороношение прикрывается сверху слоем клеток - перидием. Телейтоспоры образуют корочку под эпидермисом (табл. 11). В этом роде наиболее известны виды:

1). *Melampsoridium betulinum* (Fr.) Kleb.

Сып. *M. betulae* (Schum.) Arthur.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое лиственницы (*Larix*), II-III на листьях березы (*Betula*). Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Поражает все виды березы: в европейской части России – *Betula*

*verrucosa*, *B. pubescens*, *B. nana*. Эти же виды поражаются в Западной и Восточной Сибири. На Дальнем Востоке это *B. fruticosa*, *B. mandshurica*, *B. ovalifolia* и др. *M. betulinum* найден далеко за северным и северо-восточным пределом ареала лиственницы. По-видимому, гриб сохраняется здесь, как, например, в некоторых областях Финляндии, на березе в уредостадии. Возможно сохранение уредомицелия в течение зимы в почках.

2). *Melampsoridium alni* (Thuem.) Diet.

Syn. *Melampsora alni* Thuem

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое лиственницы (*Larix*), в том числе на лиственнице даурской. Стадии II-III на листьях ольхи (*Alnus*) из секции *Alnobetula*. Распространен на Северном Урале, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Встречается в долинных и горных лесах.

3). *Melampsoridium carpini* (Fckl.) Diet

Syn. *Melampsora carpini* Fckl.

Спермогонии и эции (стадии 0-I) неизвестны. Стадии II-III на листьях граба (*Carpinus*), лещины (*Corylus*). Распространен в европейской части России, на Кавказе, на юге Дальнего Востока (в смешанных лесах, на грабе). На Дальнем Востоке поражает *Corylus heterophylla*, на Кавказе — *C. avellana*.

Представители рода *Cronartium* характеризуются одноклеточными, не имеющими ножек телеитоспорами, склеенными в длинные роговидные столбики, поднимающиеся из-под разорванного эпидермиса листа (табл. 11). Телеитоспоры прорастают сразу же после созревания осенью, т. е. не зимуют. Эцидии имеют вид белых, не равномерно разорванных пузырей. Эцидиоспоры в них располагаются в цепочках. Кучки уредоспор покрыты оболочкой - перидием, которая разрывается после созревания уредоспор, и они рассеиваются воздушными течениями. Сами уредоспоры желтые, яйцевидные, располагаются по одной на ножке. На ветвях различных видов сосен они вызывают болезнь под названием "пузырчатая ржавчина" или рак-серянка.

1). *Cronartium flaccidum* (Alb. et Schw.) Wint.

Syn. *C. asclepiadeum* (Willd.) Fr., *C. pedicularis* (Dietr.) Lindr.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на ветвях и стволах сосны (*Pinus*, подрод *Diploxylon*), II-III на листьях пиона (*Paeonia*), ластовня (*Cynanchum*), марьянника (*Melampyrum*), мытника (*Pedicularis*), очанки (*Euphrasia*) и др. Распространен в европейской части России, на

Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Встречается в светлых хвойных формациях южно-таежной равнинной и лесостепной зон, предгорных районах и низкогорьях южной и средней таежной зоны.

## 2). *Cronartium ribicola* Fisch.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на ветвях и стволах пятихвойных сосен: *Pinus strobus*, *P. sibirica*, *P. pumila*, *P. koraiensis*. Стадии II-III на листьях смородины и крыжовника (*Ribes*, *Grossularia*). Распространен в европейской части России, Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Встречается в темнохвойных, широколиственных и смешанных лесах, редко у скал и осыпей, в лесных культурах.

Грибы рода *Chrysomyxa* паразитируют на хвое или шишках ели в эцидиальной или телейтостадии. Сюда относятся разнодомные виды. Эцидии имеют оболочку - перидий, уредоспоры не прикрыты оболочкой и развиваются в цепочках. Телейтоспоры одноклеточные, соединены в ряды, образуют в массе вертикальные яркие пучки (табл. 11). Базидиоспоры бесцветные, мелкие, могут переноситься ветром на значительные расстояния.

## 1). *Chrysomyxa pirolata* (Koern.) Wint.

Syn. *C. pirolae* (DC.) Rostr.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на наружной стороне чешуек шишек ели (*Picea*), II - на нижней стороне прошлогодних листьев или на листьях текущего года грушанки (*Pyrola*), III - на нижней стороне прошлогодних листьев грушанки. Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, отмечен на Дальнем Востоке на разных видах грушанки. Встречается в южной и средней равнинной тайге, низко- и среднегорном поясах.

## 2). *Chrysomyxa rhododendri* (DC.) d By.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое ели (*Picea*), II-III на листьях рододендрона (*Rhododendron*). Распространен в европейской части России, в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Встречается в смешанной средней равнинной тайге, низко- и среднегорном поясах южной и средней тайги. В Амурской области встречается на *Picea obovata*, в Приморском крае - на различных видах рододендрона.

## 3). *Chrysomyxa ledi* (Alb. et Schw.) d By.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое ели, II-III на листьях багульника. Распространен в европейской части России, в За-

падной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Встречается в северной и средней равнинной и темнохвойной горной тайге. На Дальнем Востоке отмечен на *Picea ajanensis* и различных видах багульника (*Ledum*).

4). *Chrysomyxa cassandre* (Pk. et Clint.) Tranz.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое ели, II-III на листьях хамедафны (*Chamaedaphne*). Распространен в европейской части России, в Западной и Восточной Сибири. Встречается в средней равнинной темнохвойной тайге.

5). *Chrysomyxa empetri* (Pers.) Schroet. ex Cumm.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое ели, II-III на листьях водяники (*Empetrum*). Распространен в европейской части России, в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Встречается в северной равнинной темнохвойной и горной тайге. На Дальнем Востоке отмечен на различных видах *Empetrum*.

6). *Chrysomyxa woroninii* Tranz.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадия 0 - на хвое ели, I - на молодых побегах и хвое ели. Стадии II-III на листьях многолетних "метел" багульника. Распространен в европейской части России, Арктике, Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Встречается в средней и северной равнинной темнохвойной и горной тайге. На Дальнем Востоке отмечен на отдельных видах ели (*Picea ajanensis* и *P. obovata*) и на различных видах багульника (*Ledum*).

7). *Chrysomyxa abietis* (Wallr.) Ung.

Вид микроциклический. Стадия III на хвое ели. Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной Сибири. Встречается в средней равнинной темнохвойной тайге, среднегорном таежном поясе. На Дальнем Востоке отмечен в культуре на *Picea excelsa*.

К роду *Coleosporium* относятся в основном разнохозяйные виды с эцидиями на иглах ели различных видов, уредо- и телейтоспорами на лютиковых, норичниковых, колокольчиковых, сложноцветных. Пикниды имеют форму кубков, эцидии покрыты не равномерно растрескивающимся при созревании перидием. Уредоспороношения похожи на эцидии. Уредоспоры развиваются в цепочках. Телейтоспоры находятся в плоских распростертых пестулах, без ножек, с бесцветной, на вершине сильно утолщенной оболочкой (табл. 11). Телейтоспоры сначала одноклеточные, за-

тем они делятся на 4 расположенные друг над другом клетки, из каждой такой клетки развивается базидиоспора.

1). *Coleosporium rhinanthacearum* (DC.) Lev. ex Kickx.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое сосны (*Pinus*) из подрода *Diploxylon*, II-III на листьях норичниковых (*Odontites*, *Rhinanthus*, *Pedicularis*). Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири. Встречается в равнинных светлых хвойных лесах, предгорьях и низкогорных высотных поясах.

2). *Coleosporium campanulae* (Pers.) Lev. ex Kickx.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое сосны (*Pinus*) из подрода *Diploxylon*, II-III на листьях, нередко на стеблях бубенчика (*Adenophora*), колокольчика (*Campanula*). Распространен в европейской части России, Арктике, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири. Встречается в южной и средней равнинной светлых хвойной тайге, предгорьях и низкогорных высотных поясах.

3). *Coleosporium pulsatillae* (Steud.) Lev.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое сосны (*Pinus*) из подрода *Diploxylon*, II-III на листьях прострела (*Pulsatilla*). Распространен в европейской части России, в Западной и Восточной Сибири. Встречается в южной и средней равнинной светлых хвойной тайге.

4). *Coleosporium sonchi* (Str.) Lev. ex Tul.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое *Pinus sylvestris*, II-III на листьях осота (*Sonchus*). Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной Сибири. Встречается в светлых хвойных и смешанных лесных формациях в равнинных лесах и предгорьях.

5). *Coleosporium phellodendri* Kom.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое *Pinus densiflora*, II-III на листьях бархата (*Phellodendron*). Распространен широко на юге Дальнего Востока, причиняет значительный вред молодым насаждениям бархата.

6). *Coleosporium petasitis* (DC.) Lev. ex Sck.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое *Pinus sylvestris* и других сосен из подрода *Diploxylon*, II-III на листьях белокорытника (*Petasites*). Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири. Встречается в светлых хвойных и смешанных лесных формациях, в равнинных лесах и предгорьях.

7). *Coleosporium saussureae* Thuem.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое *Pinus pumila*, II-III на листьях сосюреи (*Saussurea*). Распространен на Алтае и в Саянах. Во многих районах Дальнего Востока встречается на *Saussurea*.

8). *Coleosporium inulae* Rabh.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое *Pinus sylvestris*, II-III на листьях девясила (*Inula*). Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири. Встречается в смешанных лесах, на равнине и в поймах. В Приморском крае отмечен на девясиле.

Род *Thecopsora*.

Разнохозяйные виды. Пикнидиальное и эцидиальное спороношения на хвое и чешуях шишек ели и тсуги. Уредо- и телейтоспороношения на двудольных (табл. 11). Спермогонии субкутикулярные, плоские. Эцидии при развитии на чешуях шишек крупные, шаровидные, с прочным деревянистым перидием, при развитии на хвое - более мелкие, с нежным коротко-цилиндрическим перидием. Эцидиоспоры с палочковидной структурой оболочки. Уредокучки прикрыты псевдоперидием с отверстием на вершине. Телейтоспоры большей частью тесно сближены в эпидермальных клетках, бурые, 2-4 клетные.

1). *Thekopsora areolata* (Fr.) Magn.

Syn. *T. padi* (Schm. et Kunze) Kleb.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на чешуйках шишек ели (*Picea*), II-III на листьях черемухи (*Padus*). Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Встречается в европейских смешанных лесах, южной и средней тайге Сибири, низкогорьях и долинных лесах Дальнего Востока. Гриб может заражать молодые побеги ели, развивая в них грибницу и образуя на коре эцидии. Нормальное развитие происходит только на чешуе шишек, а заражение - на женских цветах. В годы массового развития гриб может наносить значительный вред лесным семенным плантациям.

2). *Thekopsora vaccinii* (Wint.) Hirat.

Syn. *Thecopsora myrtillina* Karst. ex Hirat., *Pucciniastrum vaccinii* (Wint.) Joerst.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I отмечены в Сибири на *Abies sibirica*, на Дальнем Востоке - на хвое пихты (*Abies*) и ели (*Picea*),

II-III на листьях брусничных (*Vaccinaceae*). Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке на разных видах черники, на бруснике. Встречается в южной, средней и северной равнинной тайге, низко- и среднегорных высотных поясах южной, средней и северной таежных зон Сибири и Дальнего Востока.

3). *Thekopsora sparsa* (Wint.) Magn.

Syn. *Pucciniastrum sparsum* (Wint.) Fisch.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое ели (*Picea*), II-III на листьях *Arctous*, толокнянки (*Arctostaphylos*). Распространен в европейской части России, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Встречается в средней и северной равнинной тайге, среднегорном и гольцовом поясах средней и северной таежных зон Сибири и Дальнего Востока.

Род *Calyptospora*.

Спермогонии малозаметные. Эцидии на хвое пихты с легко опадающим перидием и оранжевыми эцидиоспорами. Уредоспоры отсутствуют. Телейтоспоры располагаются в эпидермисе гипертрофированных стеблей брусники, большей частью разделены на 4 клетки (табл. 11).

1). *Calyptospora goeppertiana* Kuehn

Syn. *Pucciniastrum goeppertianum* (Kuehn.) Kleb.

Вид демициклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое пихты (*Abies*), III - на листьях брусники (*Vaccinium vitis-idaea*). Распространен в европейской части России, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Встречается в южной и средней равнинной тайге, среднегорном и гольцовом поясах средней и северной таежных зон Сибири и Дальнего Востока. Пораженные побеги пихты отличаются от здоровых сильным утолщением стебля и мелкими, укороченными, слегка побуревшими хвоинками, на нижней поверхности которых появляются эцидии, прикрытые белым перидием. Нередки "ведьмины метлы", но их размеры намного меньше, чем при поражении *Melampsorella caryophyllacearum* Schroet. Побеги брусники, пораженные этим грибом, сильно утолщаются – грибница здесь сохраняется и зимует. Кроме того, развиваются телейтоспоры, которые также перезимовывают и прорастают следующей весной, заражая пихту.

Род *Pucciniastrum*.

Разнохозяйные виды. Пикнидиальное и эцидиальное спороношения на хвое пихты или ели, уредо- и телейтоспороношения - на различных по-



крытосеменных. Пикнидиальные спороношения плоские, субкутикулярные на хвое пихты и ели. Эцидиальные спороношения с нежным цилиндрическим перидием. Эцидиоспоры с палочковидной структурой оболочки. Уредоспороношения мелкие, прикрыты полушаровидным псевдоперидием с отверстием на вершине (табл. 11). Телейтоспороношения межклетные, большей частью собраны в неправильных, плоских, нередко рыхлых группах под эпидермисом, 2-4-клетные.

1). *Pucciniastrum circaeae* (Wint.) Speg. ex de T.

Син. *Phragmospora circaeae* (Alb. et Schw.) Wint.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое пихты (*Abies*), II-III на листьях дулепестника (*Circaea*). Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Встречается в хвойно-широколиственных лесах, низкогорном лесном поясе, средне- и южно-таежной зонах.

2). *Pucciniastrum epilobii* Otth.

Син. *P. abieti-chamaenerii* Kleb.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое пихты (*Abies*), II-III на листьях кипрея (*Epilobium*), иван-чая (*Chamaenerion*) и др. Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Встречается в смешанных хвойно-лиственных лесах с пихтой и в редколесьях равнинной низкогорной тайги.

3). *Pucciniastrum tiliae* Miy. ex Hirat.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое пихты (*Abies*), II-III на листьях липы (*Tilia*). Распространен на Дальнем Востоке в смешанных и широколиственных лесах, в долинах и на склонах, на *Tilia amurensis*, *T. mandshurica*.

Род *Melampsorella*.

Разнохозяйные виды. Пикнидиальные и эцидиальные спороношения на хвое пихты, уредо- и телейтоспороношения на двудольных. Спермогонии субкутикулярные, на верхней стороне хвои. Эцидии с короткоцилиндрическим перидием, на нижней стороне хвои. Уредокучки прикрыты нежным псевдоперидием, субэпидермальные. Уредоспоры без ножки и без ростковых пор. Телейтоспоры в эпидермальных клетках нижней стороны листа, захватывающие значительную часть его поверхности, бесцветные, большей частью одноклетные.

1). *Melampsorella cerastii* (Pers.) Wint.

Syn. *M. caryophyllacearum* Schroet.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое пихты (*Abies*), II-III на листьях ясколки (*Cerastium*), звездчатки (*Stellaria*). Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Встречается в темнохвойных, южно-таежных, равнинных лесах Европейской части России, темнохвойной тайге Среднего Урала, темнохвойной средней и южной равнинной и горной тайге Сибири, где образует хронические очаги. На Дальнем Востоке поражает *Abies sachalinensis*. Гриб повсеместно вызывает образование "ведьминых метел" и рака пихты. Уредо- и телейтоспороношения развиваются на диффузной грибнице, сохраняющейся в корневищах травянистых растений-хозяев. Весной телейтоспоры прорастают и дают базидии, заражающие молодые побеги пихты. Весной следующего года появляются спермогонии и эцидии. Гриб формирует зимующий диффузный мицелий также на промежуточном хозяине – пихте.

Род *Ochrospora*.

1). *Ochrospora ariae* (Fckl.) Diet.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на листьях ветреницы (*Anemone*) и волжанки (*Aruncus*), II-III на листьях яблони (*Malus*), рябины (*Sorbus*), груши (*Pyrus*). Распространен в европейской части России, на Кавказе. На Дальнем Востоке отмечен на травянистых растениях-хозяевах. Телейтоспоры *O. ariae* прорастают поздней осенью и заражают корневище ветреницы. Здесь гаплоидный мицелий перезимовывает и дает весной на листьях эцидии.

Виды трех родов - *Uredinopsis*, *Milesina* и *Hyalopsora* (табл. 11), живущие на папоротниках, почти все меняют хозяев. Их эцидии развиваются на иглах пихты (*Abies pectinata* и родственные с нею) и характерны своими снежно-белыми спорами. У отдельных видов, в отношении их внешнего вида и появления телейтоспор, есть некоторые различия. Телейтоспоры *Hyalopsora polypodii* появляются в середине мая на молодых листьях *Phegopteris*, они снизу листа, но хорошо заметны, потому что пораженные клетки вздуваются, появляются бледные пятна. При высокой влажности пятна покрываются белой или фиолетово-красноватой плесенью, состоящей из промицелия и споридий. Телейтоспоры *Milesina blechii* развивают-

ся на буроватых пятнах перезимовавших листьев *Blechnum*. Они образуются поодиночке или группами в межклетниках листа и малозаметны. У видов *Uredinopsis* телейтоспоры также развиваются на перезимовавших листьях. Развитие грибов на пихте идет медленно - в случае заражения хвои в мае первые эцидии появляются в июле. На листьях папоротников одновременно с телейтоспорами могут развиваться и уредоспоры, способные размножаться в течение лета. В этой связи ржавчинники папоротников могут жить без смены хозяев и существовать в тех местностях, где пихты не встречаются. Все это может представлять определенную опасность в случаях интродукции пихт. Для лесного хозяйства опасность представляют следующие виды.

1). *Uredinopsis pteridis* Diet. et Holw. ex Diet.

Syn. *U. macrosperma* (Ске.) Magn.

Вид макроциклический разнохозянный. Стадии 0-I на хвое пихты (*Abies*), II-III на листьях орляка (*Pteridium*). Распространен в европейской части России, в Западной Сибири, на Дальнем Востоке. Встречается в смешанных пихтово-широколиственных лесах, в низкогорном поясе (черневой тайге).

2). *Uredinopsis filicina* (Niessl) Magn.

Вид макроциклический разнохозянный. Стадии 0-I на хвое пихты (*Abies*), II-III на листьях щитовника (*Dryopteris*). Распространен в европейской части России, на Кавказе, Дальнем Востоке. Встречается в смешанных хвойно-широколиственных лесах, равнинных, долинных и низкогорно-среднегорном поясах.

3). *Uredinopsis struthiopteridis* Stoerm. ex Diet.

Вид макроциклический разнохозянный. Стадии 0-I на хвое пихты (*Abies*), II-III на страуснике (*Matteuccia*). Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Встречается в темнохвойных лесах, в долинах и низкогорном поясе.

4). *Milesina exigua* (Faull) Faull ex Hirat.

Вид макроциклический разнохозянный. Стадии 0-I на хвое пихты (*Abies*), II-III на многоряднике (*Polystichum*). Распространен в европейской части России, на Дальнем Востоке. Встречается в темнохвойных и хвойно-широколиственных лесах.

5). *Hyalopsora aspidiotus* [(Pk.) Magn.] Magn.

Син. *Melampsorella aspidiotus* (Pk.) Magn.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на хвое пихты (*Abies*), II-III на листьях щитовника (*Dryopteris*). Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Встречается в хвойно-широколиственных лесах, темнохвойной равнинной тайге, низко- и среднегорных поясах южно-таежной зоны.

#### 2.3.1.2. Сем. *Pucciniaceae* - Пукциниевые.

Телейтоспоры на ножках, иногда слабо развитых или обламывающихся, одно- или многоклеточные, различной формы, соединенные в плотные или рыхлые и пылящие подушечки или различной формы кучки (табл. 12). Эцидии с перидием, иногда рудиментарным, или без перидия. Виды, относящиеся к этому семейству, бывают однохозяйные и разнохозяйные. У разнохозяйных видов эцидии на хвойных неизвестны. Семейство пукциниевых представлено родами *Puccinia*, *Uromyces*, *Gymnosporangium*, *Tranzschelia*, *Phragmidium*.

Род *Puccinia* - самый крупный в порядке ржавчинных грибов и насчитывает около 1800 видов. Они могут быть однохозяйными и разнохозяйными, с полным циклом развития или редуцированным (неполные формы). Они паразитируют на растениях многих семейств, преимущественно на злаках, осоках, лилейных, зонтичных, сложноцветных. Эцидии с перидием, телейтоспоры двухклеточные, сидящие по одной на бесцветной ножке (табл. 12).

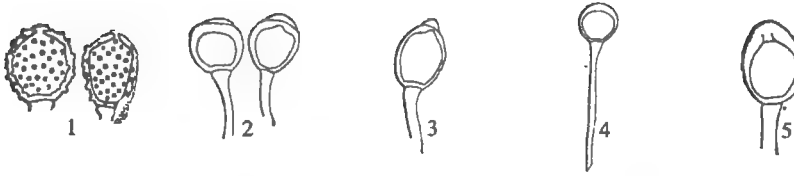
##### 1). *Puccinia coronifera* Kleb.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на листьях *Rhamnus*, II-III на различных видах злаков. Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке.

##### 2). *Puccinia pygmaea* Eriks.

Вид макроциклический разнохозяйный. 0-стадия на листьях, I на листьях, иногда на черешках, побегах и плодах барбариса (*Berberis*), II-III на *Calamagrostis*, *Cinna* и др. Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке.

Таблица 12



Телейтоспоры ржавчинных грибов рода *Uromyces*:

1 - *U. tuberculatus*, 2 - *U. behenis*, 3 - *U. fabae*, 4 - *U. polygoni*, 5 - *U. ervi*



Телейтоспоры ржавчинных грибов рода *Tranzschelia*:

1 - *T. thalictri*, 2 - *T. suffusca*, 3 - *T. pruni-spinosae*

(а - телейтоспоры, б - уредоспора, в - парафиза)



Телейтоспоры ржавчинных грибов рода *Gymnosporangium*:

1 - *G. clavariaeforme*, 2 - *G. juniperinum*, 3 - *G. sabinae*, 4 - *G. confusum*



Телейтоспоры ржавчинных грибов рода *Puccinia*:

1 - *P. asarina*, 2 - *P. graminis*, 3 - *P. coronifera*, 4 - *P. caricis*, 5 - *P. helianthi*



Телейтоспоры ржавчинных грибов рода *Phragmidium*:

1 - *Ph. rubi-idaei*, 2 - *Ph. violaceum*, 3 - *Ph. disciflorum*,  
4 - *Ph. tuberculatum*, 5 - *Ph. potentillae*

3). *Puccinia graminis* Pers.

Вид макроциклический разнохозяйный. 0-стадия на листьях, I на листьях, черешках и молодых побегах, иногда на плодах барбариса (*Berberis*), в Европе также на *Mahonia*, II-III на различных видах злаков. Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке.

4). *Puccinia ribis* DC.

Вид микроциклический. III-стадия на листьях, часто на плодах видов смородины (*Ribes*) из подрода *Ribesia*. Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке

Род *Uromyces*. Телейтоспоры этого рода, в отличие от ржавчинных грибов многих других родов, одноклеточные, на ножках (табл. 12). Телейтоспороношение образует бархатистые темные подушечки на пораженных органах растений. Уредоспоры ржаво-бурые, типичного для ржавчинников строения, на ножках. Оболочка уредоспор порывта шипиками. Представители рода уромичес могут быть однохозяйными и разнохозяйными паразитами с полным и неполным циклом развития.

1). *Uromyces laburni* (DC.) Oth.

Вид макроциклический разнохозяйный. Стадии 0-I на листьях молочая (*Euphorbia*), II-III на листьях караганы (*Caragana*) и др. Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке.

Род *Gymnosporangium* объединяет в основном разнохозяйные виды. Эцидии развиваются обычно на яблонях и грушах, а телейтоспоры - на можжевельнике. Уредоспор нет. Телейтоспоры двухклеточные, на ножках. Внешне они похожи на телейтоспоры пукциии, но отличаются от них тем, что располагаются на длинных бесцветных ножках (табл. 12). При этом все спороношение соединяется в длинный бесцветный пучок, выступающий из коры пораженных деревьев.

1). *Gymnosporangium cornutum* (Pers.) Arth.

Вид демициклический разнохозяйный. Стадии 0-I на листьях рябины (*Sorbus*), III - на хвое и молодых побегах, редко на скелетных ветвях можжевельника (*Juniperus*). Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке.

2). *Gymnosporangium clavariiforme* (Pers.) DC.

Вид демициклический разнохозяйный. Стадии 0-I на листьях ряби-

ны (*Sorbus*), груши (*Pyrus*), боярышника (*Crataegus*), III - на ветвях можжевельника (*Juniperus*), вызывают более или менее сильную гипертрофию ветвей с образованием веретеновидных вздутий. Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной Сибири, на Дальнем Востоке.

3). *Gymnosporangium tremelloides* (A. Braun) Hartig.

Вид демициклический разнохозяйный. Стадии 0-I на листьях груши (*Pyrus*), яблони (*Malus*), рябины (*Sorbus*), III - на ветвях можжевельника (*Juniperus*). Распространен в европейской части России, на Кавказе, Дальнем Востоке (п-ов Камчатка).

Для рода *Tranzschelia* характерны двухклеточные, с перетяжкой в центре, бурые, покрытые бородавочками телеитоспоры (табл. 12). К нему относятся разнохозяйные виды.

1). *Tranzschelia pruni-spinosae* (Pers.) Diet.

Вид макроциклический, разнохозяйный. Стадии 0-I на листьях печеночницы (*Hepatica*) и ветреницы (*Anemone*), II-III на листьях сливы (*Prunus*). Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной Сибири, в Приморском крае. Вид имеет большое хозяйственное значение, так как поражает многие культивируемые виды *Prunus*.

2). *Tranzschelia discolor* (Fckl.) Tranz. et Litw.

Вид макроциклический, разнохозяйный. Стадии 0-I на листьях ветреницы (*Anemone*), II-III на листьях сливы (*Prunus*). Распространен в европейской части России, на Кавказе и на Дальнем Востоке.

К роду *Phragmidium* относятся однохозяйные ржавчинные грибы, паразитирующие на растениях из семейства розоцветных. Спермогонии на верхней стороне листьев похожи на плоские подушечки, прикрытые эпидермисом. На нижней стороне развиваются эцидии, которые не имеют специального перидия, а с боков окружены многочисленными парафизами. Для этого рода характерны многоклеточные (3-22 клетки) телеитоспоры, цилиндрические, темно-бурые или черные, на бесцветных вздутых у основания ножках (табл. 12).

1). *Phragmidium tuberculatum* J. Muell.

Syn. *P. rosae-auricae* Miura

Вид макроциклический однохозяйный на *Rosa*. Распространен в европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке.

### 3. ДИАГНОСТИКА НЕСОВЕРШЕННЫХ СТАДИЙ РАЗВИТИЯ ГРИБОВ-ПАТОГЕНОВ

#### 3.1. Общие сведения

Существует две точки зрения на несовершенные грибы (*Fungi imperfecti* или *Deuteromycetes*). Одни исследователи рассматривают эту группу как искусственную, представители которой являются лишь стадиями развития сумчатых и базидиальных грибов. Другие же считают, что в процессе эволюции многие несовершенные грибы полностью утратили стадию полового спороношения, а размножаются конидиями. Некоторые виды имеют сумчатую стадию, но она образуется редко, и ее роль в распространении и сохранении вида становится все более незначительной.

Представители класса *Deuteromycetes* часто являются конидиальными стадиями совершенных грибов, утратившими с ними связь и перешедшими к самостоятельному существованию. Совершенные (половые) стадии грибов для своего развития требуют специфических условий и предназначены не столько для распространения, сколько для сохранения вида. Конидиальные стадии характеризуются быстрым ростом, способностью образовывать многочисленные бесполое споры – конидии, прорастающие с образованием таких же конидиальных форм или, при благоприятных условиях, совершенных стадий гриба.

Наибольшее распространение получила одна из первых подробно разработанных классификаций несовершенных грибов Саккардо П.А. (1899), в основу которой положена окраска мицелия и конидий, способ их образования и форма. По этой системе дейтеромицеты делятся на 3 порядка:

*Hyphomycetales* – конидии образуются на гифах вегетативного мицелия или на конидиеносцах. Конидиеносцы собраны в пучки (коремии, спородохии) или же возникают одиночно на поверхности субстрата.

*Melanconiales* – конидиеносцы развиваются тесным слоем на ложе, погруженном в субстрат и состоящем из плотного сплетения гиф.

*Sphaeropsidales* – конидиеносцы образуются внутри шаровидных вместилищ – пикнид.

Несмотря на признание и широкое распространение, эта система имеет недостатки.

Не меньшей популярностью пользуется классификация Потебни



А.А. (1908), которая наиболее полно учитывает эволюцию спорообразования у несовершенных грибов и включает 5 порядков:

*Hyphales* – конидиеносцы отходят от гиф и выступают на поверхность субстрата, одиночные или в пучках, но не сросшиеся. Конидии образуются непосредственно на гифах путем их расчленения или почкования.

*Coremiales* – конидиеносцы, сросшиеся в пучки (коремии), расположены на поверхности субстрата.

*Acervulales* – поверхностные или погруженные в субстрат конидиеносцы развиваются сплошным слоем на плотном сплетении гиф, образуя спороложе.

*Pseudopycnidiales* – конидиеносцы образуются в ложных пикнидах.

*Pycnidiales* – конидиеносцы заключены в истинные пикниды, оболочка их хорошо выражена.

По классификации Айнсворса (1971), класс *Deuteromycetes* делится на следующие типы:

*Blastomycetes* – главным образом, аспорогенные дрожжи, имеющие родство с сумчатыми и базидиальными грибами.

*Hyphomycetes* – образуют конидии на простых конидиеносцах, в коремиях, спородохиях, а также хламидоспоры. Включают виды со стерильным мицелием.

*Coelomycetes* – образуют конидии в спородохиях и спороложах (в прежнем понимании – *Sphaeropsidales* и *Acervulales*).

Системы Саккардо и Потевни используются в отечественной фитопатологии и микологии и, в основном, встречаются в старых справочниках и определителях. Система Айнсворса распространена в зарубежных изданиях. Существует ряд других систем (Hoehnel F., 1923; Arx G. A., 1970 и др.), упоминаемых в специальной литературе.

Диагностика несовершенных грибов базируется, таким образом, на особенностях морфологии специализированных органов бесполого размножения, которые являются одним из ведущих признаков, учитывающих всю амплитуду изменчивости, т. е. на морфологии конидиеносцев и способе образований конидий. Образ жизни несовершенных грибов может протекать в самых различных условиях. Они широко представлены в почве, как сапротрофно живущие организмы. Громадное количество грибов этого класса ведет паразитный образ жизни, развиваясь преимущественно

на растениях. Следует отметить, что форма паразитизма несовершенных грибов на высших растениях является факультативной. Преобладающие внешние признаки, с которыми по большей части бывает связано поражение высших растений несовершенными грибами – это увядание растений, начиная с верхушки, образование различных пятнистостей и некрозов на наземных вегетативных органах, а также всевозможные гнили. В первом случае заболевания растений вызываются явлениями трахеомикоза, т. е. закупориванием гифами гриба элементов ксилемы, проводящих воду, во втором – отмиранием тканей под воздействием локализованного в этих участках мицелия гриба и продуктов его жизнедеятельности, в третьем – загниванием того или иного органа.

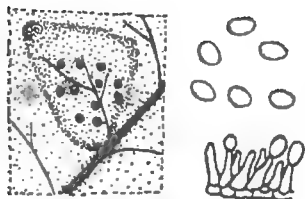
### **3.2. Несовершенные грибы-возбудители заболеваний древесно-кустарниковой растительности**

Среди несовершенных грибов есть много таких, для которых за последние годы удалось найти сумчатые стадии, и, если это установлено вполне достоверно, такие грибы мы рассматриваем в классе сумчатых, указывая также названия их конидиальных стадий, под которыми они известны как представители несовершенных грибов.

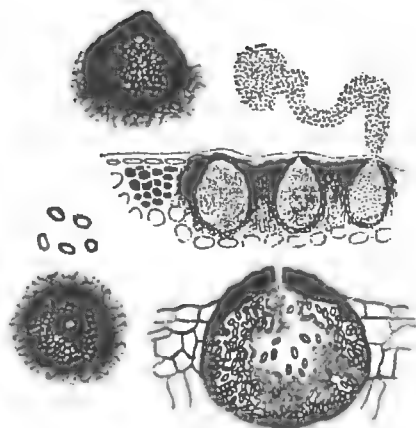
#### **3.2.1. Грибы порядка Sphaeropsidales**

Грибы этого порядка формируют плодоношения в виде более или менее крупных закрытых образований (табл. 13). Примерами могут служить *Phyllosticta* и *Phoma* с одноклеточными конидиями, *Ascochyta* с двухклеточными, *Septoria* с многоклеточными нитеобразными конидиями. Паразитические виды живут на листьях, хвое, плодах, коре деревьев, иногда на корневых системах.

Многочисленные сферопсидные грибы живут на мертвых частях растений. Большинство из них – сапротрофы, но некоторые являются раневыми паразитами, способными заражать растение через поранения. Это справедливо для конидиальных стадий родов *Valsa*, *Botryosphaeria*, *Ceratostomella*.



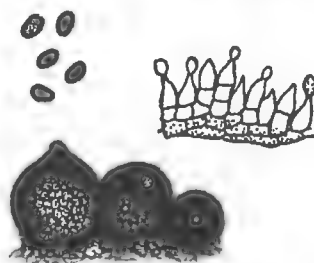
*Phyllosticta*



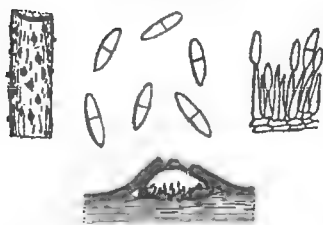
*Phoma*



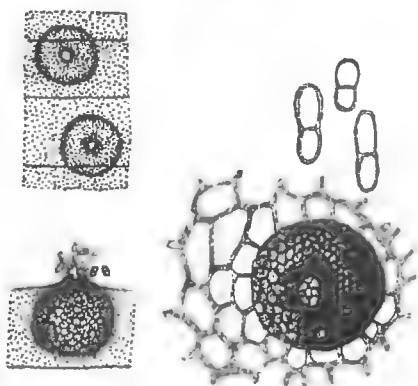
*Macrophoma*



*Coniothyrium*



*Diplodia*



*Ascochyta*

Для лесного хозяйства практическое значение имеют грибы рода *Phyllosticta*, паразитирующие на листьях и побегах лиственных пород – березы, ивы, тополя, липы, клена. Это конидиальные стадии сумчатых грибов, преимущественно семейства *Mycosphaeriaceae*. Паразитами *Phyllosticta* вызывается появление бурых, округлых пятен на листьях, начиная с июня и в течение всего лета. Спустя три недели после появления пятен на их поверхности развиваются очень мелкие черные пикниды гриба, заполненные овальными бесцветными одноклеточными конидиями. Ветром и насекомыми конидии разносятся на здоровые листья, вызывая новые пятнистости. Зимует грибок при помощи перитециев, образующихся на опавших листьях. Известны *Ph. quercus* на дубе, *Ph. popularum* на тополях, *Ph. fraxini* на ясене и т. д. К *Phyllosticta* весьма близко стоит другой род – *Phoma*, который отличается только тем, что его пикниды обычно развиваются на отмирающих стеблях, ветвях и плодах. Грибы этого рода развиваются как паразиты или сапротрофы на сосне, пихте, липе, березе, иве. Известен *Phoma samaranum*, развивающийся на кленах, *Ph. laricis* – на лиственнице, *Ph. populicola* – на тополях и ряд других. Грибы *Phoma* являются конидиальными стадиями сумчатых грибов *Leptosphaeria*, *Diaporthe*, *Cucurbitaria*.

Близко к этому роду стоят грибы *Macrophoma*, отличающиеся от предыдущего рода лишь размерами спор в пикнидах – у *Macrophoma* они крупнее. *Macrophoma* паразитируют на лиственных породах и вызывают разнообразные пятнистости на листьях. Эти грибы – конидиальная стадия сумчатых грибов *Guignardia*.

Грибы рода *Coniothirium* довольно близки к *Phoma* и *Phyllosticta* и отличаются от них, главным образом, бурой окраской конидий. Иногда на ранних стадиях развития споры у *Coniothirium* бывают бесцветными, и тогда они не отличаются от *Phyllosticta*. Грибы этого рода – паразиты или сапротрофы на сосне, ели, дубе, иве, они поражают хвою, листья и ветви. Известен *C. olivaceum*, встречающийся, главным образом, на ветвях многочисленных деревьев и кустарников. Грибы рода *Ascochyta* являются паразитами и вызывают развитие разнообразных по форме и окраске пятен на живых листьях березы, ивы, дуба, бука. Пикниды грибов погружены в ткань листа, конидии овальные, бесцветные, с одной перегородкой. Известны: *A. quercus*, вызывающая пятнистости листьев дуба, *A. fagi* – возбу-

датель бурой пятнистости листьев бука, *A. tremulae*, вызывающая пятнистость на листьях осины. *Ascochyta* является конидиальной стадией сумчатых грибов *Didymella*, *Mycosphaerella*.

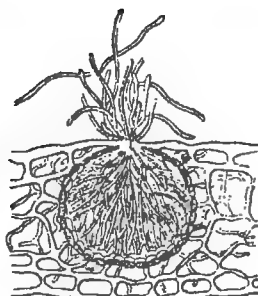
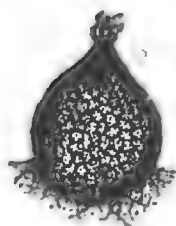
К *Ascochyta* весьма близок род *Diplodina* (табл. 13), отличающийся более плотной структурой пикнид и развитием на ветвях (*Ascochyta* развивается на листьях). *Diplodina* – паразиты или сапротрофы на лиственных породах отличаются от рода *Diplodia* бесцветными спорами-конидиями. Известны *D. acerum* на кленах, *D. castanea*, вызывающая рак каштана.

Грибы рода *Diplodia* (табл. 14) формируют пикниды, погруженные в ткани коры и выступающие из трещин сосковидным устьищем. Пикниды заполнены двуклеточными, продолговатыми коричневыми конидиями. Известна *D. melaena*, приводящая к усыханию ветвей и поросли ильмовых пород, а также *D. quercina* на дубе. Хвойные породы поражаются многими видами *Diplodia*. Так, *D. thujae* селится на хвое и ветвях пихты, кипариса, туи, криптомерии, сосны; *D. conigena* (Syn. *D. pinastri*) и *D. pinea* поражают хвою сосен; *D. juniperi* селится на можжевельнике. Грибы являются конидиальными стадиями родов *Leptosphaeria*, *Othia*, *Cucurbitaria*.

Род *Septoria* характеризуется нитевидными или цилиндрическими удлинненными, тонкими, обыкновенно многоклеточными конидиями. Грибы *Septoria* широко распространены на многих древесных породах и вызывают пятнистости листьев. Перезимовывают грибы при помощи пикнид с конидиями, которые образуются на засохших листьях, споры хорошо прорастают весной. На тех же листьях формируется и сумчатая стадия, которая относится к роду *Mycosphaerella*. Известны: *S. quercina*, вызывающая коричневую пятнистость листьев дуба, *S. betulae* – пятнистость листьев березы, *S. populi* – пятнистость листьев тополей, *S. tilia* – пятнистость липы.

Род *Rhabdospora* стоит в такой же близости к роду *Septoria* как, например, *Diplodia* к *Ascochyta*. Представители рода *Rhabdospora* почти всегда живут на стеблях и ветвях. Сюда относятся и паразиты, и сапротрофы, развивающиеся на ветвях лиственных пород и кустарников. Известна *R. passerini*, развивающаяся на коре поросли кленов.

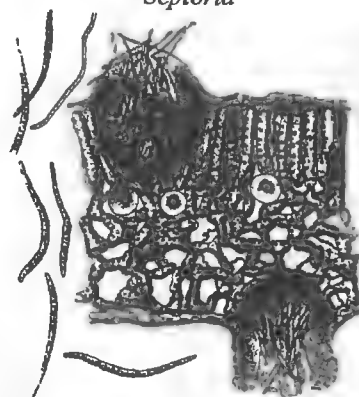
Грибы рода *Hendersonia* характеризуются черными, кожистыми, одиночными или групповыми пикнидами, погруженными в субстрат и выступающими из него. Конидии с несколькими поперечными перегородками, веретенообразные или продолговатые, окрашенные.



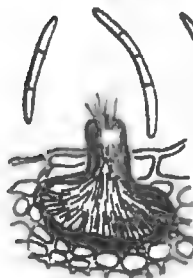
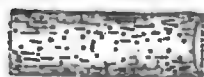
*Septoria*



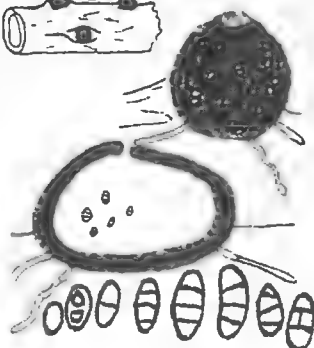
*Diplodia*



*S. melanospora*



*Rhabdospora*

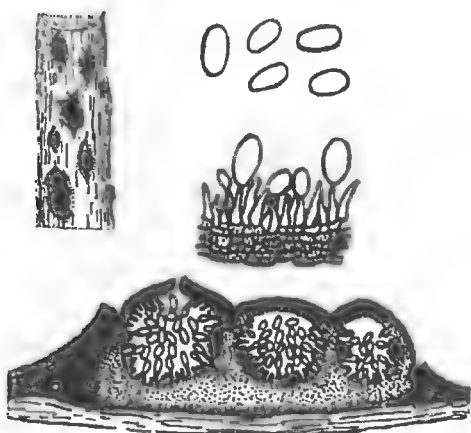


*Hendersonia*

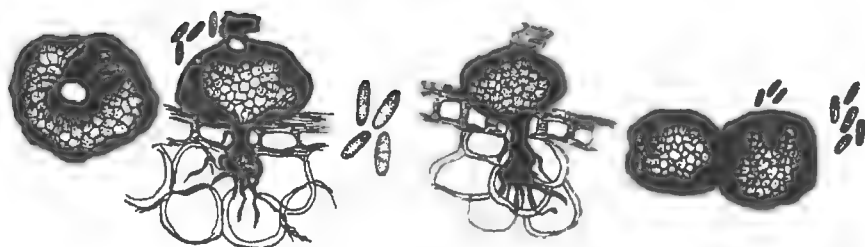
Таблица 14 (продолжение)



*Phomopsis*



*Dothiorella*



*Rhizosphaera pini*

*Rh. radicata*

Грибы развиваются на хвое сосны и лиственницы, а также на листьях и ветвях различных деревьев и кустарников. Сумчатая стадия – грибы рода *Hypodermella*. Известна *Hendersonia sarmentorum*, поражающая ветви лиственных пород. *H. acicola* – возбудитель болезни хвои сосны «шютте серое» в молодняках естественного и искусственного происхождения. Сапротрофами или паразитами являются грибы рода *Cytospora*, поражающие широкий спектр древесных пород и кустарников. Эти грибы вызывают некрозы ветвей и стволиков сосны, лиственницы, пихты, дуба, клена, липы, осины, ивы, березы. Для этих патогенов характерна достаточно четко выраженная специализация по растениям-хозяевам. Сумчатой стадией этих грибов являются, в основном, грибы рода *Valsa*. Пикниды, образуемые грибами, имеют вид полостей или камер, погруженных в особое ложе, имеющее вид усеченного конуса, наверху с округлой, маленькой, различно окрашенной пластинкой, на которой можно заметить темные точки выступающих устьиц. Конидиеносцы грибов простые или разветвленные, конидии цилиндрические, прямые или изогнутые. Сумчатая стадия развивается совместно с конидиальной. Грибы способны поражать только те ветви, на которых имеются какие-либо поранения.

Грибы рода *Phomopsis* паразитируют на коре, в основном лиственных пород, вызывая образование протяженных некрозов. Это пикнидиальная стадия грибов *Diaporthe*. Грибы рода *Dothiorella* – паразиты и сапротрофы на хвойных породах, а также на дубе, березе, иве, клене, липе, ольхе. Это пикнидиальная стадия грибов *Diaporthe*, *Phacidium*, *Tympanis*.

Грибы рода *Rhizosphaera* развиваются на живой и отмирающей хвое пихты, сосны, ели и кедра. Гриб *Rh. pini* (syn. *Rh. abietis*) вызывает усыхание хвои пихты в Сибири, на Урале, Кавказе. На пораженной хвое снизу, вдоль средней жилки, формируются цепочки мелких, округлых, черных пикнид. Полость пикниды заполнена одноклеточными, яйцевидными бесцветными конидиями. Гриб начинает спороносить ближе к концу вегетационного периода. Погибшая хвоя держится на ветвях всю зиму. Гриб *Rh. radicata* обнаружен на хвое пихты в Сибири, Урале, Казахстане. Отличается от предыдущего вида значительно более мелкими конидиями. Известен в Европе и Северной Америке как *Rhizosphaera kalkhoffii*, где поражает хвою пихты, ели и псевдотсути. Для этих видов характерно то, что споры, по созреванию, выталкиваются из полости пикниды и остаются на ее вершине в виде белой восковидной капельки.



### 3.2.2. Грибы порядка *Melanconiales*

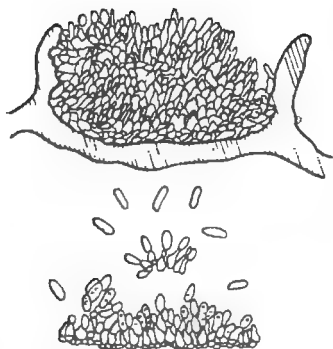
Эти грибы образуют плоские ложа, формирующиеся под эпидермисом. Вследствие накопления конидий покровные ткани приподнимаются бугорком и затем разрываются (табл. 15). Очень богат видами род *Gloeosporium*. На него похож маленький род *Marssonina* с двуклеточными спорами. Сюда же примыкают *Asteroma* и *Colletotrichum*. Для некоторых видов установлена связь с сумчатыми плодоношениями. Следует отметить, что многие конидиальные плодоношения очень схожи друг с другом, так род *Gloeosporium* может принадлежать к сумчатым плодоношениям таких различных родов, как *Gnomonia*, *Glomerella*, *Pseudopeziza*.

Грибы рода *Gloeosporium* характеризуются овальными или продолговато-яйцевидными, бесцветными одноклеточными конидиями, отчленивающимися от цилиндрических конидиеносцев. Это паразиты на живых растениях, вызывающие заболевание в виде маленьких язв и пятнистостей на листьях, плодах, побегах различных растений, называемое иногда антракнозом. Это заболевание встречается на многих древесных породах и кустарниках и вызывается оно разными видами *Gloeosporium*. Известны: *G. quercinum*, вызывающий бурую пятнистость листьев дуба, *G. Tiliae*, вызывающий антракноз сеянцев липы, *G. fagi*, поражающий листья бука.

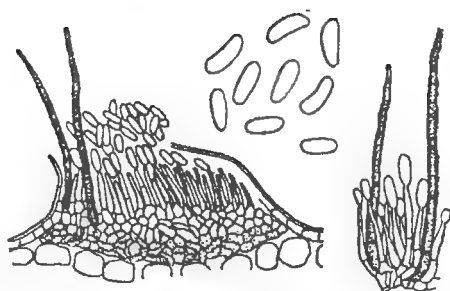
Грибы перезимовывают при помощи мицелия, который сохраняется в тканях, а также особых его сплетениях (stromax), образующихся к концу лета на месте конидиальных спорониев. К весне поверхность таких стром покрывается многочисленными конидиями. Сами конидии, попав в почки и трещины коры, также сохраняются в течение зимы.

К роду *Gloeosporium* весьма близко стоит род *Colletotrichum*, отличающийся лишь присутствием в конидиальных подушечках особых щетинок. Известен *C. betulae*, вызывающий на листьях березы неправильной формы охряно-оливковые пятна.

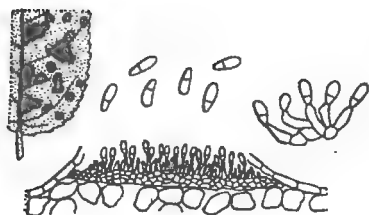
Грибы рода *Marssonina* образуют плоские стромы, конидии у них продолговатые, бесцветные, обычно изогнутые, неравно-двуклеточные. Это паразиты на листьях и ветвях. Известна *M. populi*, развивающаяся на листьях тополей и ив. При сильном развитии гриба листья усыхают. Сумчатая стадия относится к роду *Gnomonia*.



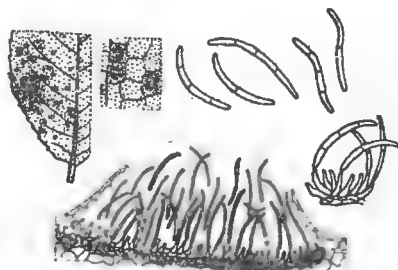
*Gloeosporium*



*Colletotrichum*



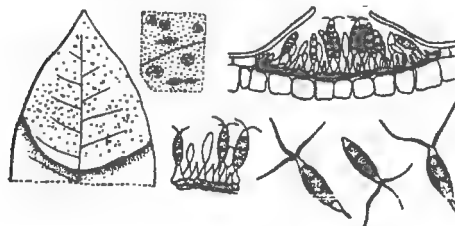
*Marssonina*



*Cylindrosporium*



*Monochaetia*



*Pestalotia*

Грибы рода *Cylindrosporium* паразитируют на листьях дуба, березы, ивы, вяза, клена, тополя. Подушечки плодоношений плоские, маленькие, выступают через разорванную кожицу листа, конидии цилиндрические или нитевидные, прямые или изогнутые, бесцветные, вначале одноклеточные, затем с 1–3 перегородками. Сумчатая стадия грибов относится к роду *Mycosphaerella*. Известны: *C. ulmi*, паразитирующий на листьях вяза, *C. quercus* – на листьях дуба, *C. salicinum* – на листьях ивы.

Грибы рода *Pestalotia*, обычно развивающиеся на деревьях и кустарниках, относятся к слабым паразитам и вызывают отмирание хвои, листьев, коры ветвей у хвойных и лиственных пород в лесных питомниках и культурах. При поражении листьев образуются пятна, обычно светлоокрашенные, различных очертаний, с каймою или без каймы. Гриб формирует дисковидные, плоские или выпуклые ложа, иногда приобретающие форму псевдопикнид, черные, прикрытые эпидермисом, затем прорывающиеся. Конидиеносцы тонкие, нитевидные, простые. Конидии продолговатые, трех- или многоклеточные, средние клетки окрашены, конечные – бесцветные. Верхняя клетка несет разветвленные щетинки, которые имеют значение в видовой диагностике гриба. Наиболее известны и достаточно часто встречаются: *P. funerea*, поражающая хвою сосны, кипариса, туи, можжевельника, листьев рододендрона, пробкового дуба; *P. hartigii*, развивающаяся на коре ветвей елей и пихт, на хвое сеянцев сосны, на листьях бука, березы. В случае поражения этим грибом коры стволиков елей и пихт в питомниках и культурах, на стволах пятнами отмирает кора, вышележащие ветви и хвоя засыхают. Известны также: *P. breviseta*, развивающаяся на листьях граба, груши и образующая черные плодоношения на округлых серых пятнах; *P. thuncata* – на ветвях и листьях клена, дуба, бука, тополя, ивы; *P. tiliae* – на липе; *P. maculicola* – на вязе; *P. conigena*, развивающаяся на шишках сосны; *P. truncata* – на шишках ели. *P. funerea* известна в Европе, Северной Америке на кипарисе, можжевельниках, соснах, секвойе и т.е. Найдена в европейской части России на т.е. к можжевельниках, на Кавказе поражает хвою кипариса и криптомерии.

Близко к роду *Pestalotia* стоит род *Monochaetia*, отличающийся от предыдущего тем, что конидии грибов несут только одну щетинку. Грибы этого рода паразитируют на листьях, стеблях, ветвях древесных пород и кустарников, где обуславливают появление различного рода пятен и нек-

розов. Пятна различной конфигурации, в основном светло-коричневые либо бурые, с темной каймой. Гриб формирует темные дисковидные ложа, расположенные под эпидермисом, затем прорывающиеся. Конидиеносцы тонкие, нитевидные, простые. Конидии с двумя и более перегородками, веретеновидные, эллиптические, с окрашенными средними клетками. Известен *M. monochaeta*, развивающийся на листьях дуба, каштана, где вызывает коричневую пятнистость. Плодоношения гриба в виде черных сученных подушечек формируются на нижней стороне листьев. На листьях дуба развиваются также *M. flagellata* и *M. pachyspora*, на листьях яблони – *M. mali*. Растения сем. розоцветных поражает *M. compta*, вызывающий появление бурых округлых пятен на ветвях и листьях.

### 3.2.3. Грибы порядка Hyphomycetales (Moniliales)

Гифомицеты могут быть как сапротрофами, так и паразитами. Во втором случае они являются возбудителями заболеваний древесных пород и кустарников. Наиболее вредоносными для лесного хозяйства родами являются *Pollacia*, *Verticillium*, *Cladosporium*, *Fusicladium*, *Heterosporium*, *Macrosporium*, *Alternaria*, *Cercospora*, *Fusarium*, *Tubercularia*, *Helminthosporium*.

В порядке гифомицетов различают четыре семейства: *Mucedinaceae*, *Dematiaceae*, *Tuberculariaceae*, *Stilbaceae*.

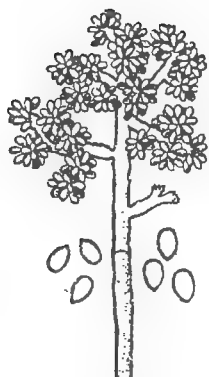
3.2.3.1. Представители семейства *Mucedinaceae* (*Moniliaceae*) характеризуются бесцветными или слабо окрашенными мицелиями. Конидиеносцы прямые или ветвящиеся (ветвление бывает древовидное, кистевидное, мутовчатое и других типов), одиночные или расположенные группами, но не сросшиеся между собой. Конидии располагаются по одной на разветвлениях конидиеносцев или же образуют цепочки, гроздья или головки. В цикле развития грибов образуются различной формы склероции, при помощи которых организмы долгое время сохраняют жизнеспособность. Наиболее значимыми представителями семейства являются грибы из родов *Botrytis*, *Verticillium*, *Ramularia* (табл. 16). Если грибы *Botrytis* известны, в основном, повреждениями плодов и семян и достаточно легко идентифицируются, то грибы рода *Verticillium* сложны для определения, поскольку имеют двойников. Вертициллы – почвенные грибы. Они могут вести сапротрофный образ жизни на различных растительных остатках и, вместе с тем, являются патогенными организмами для растений самых различных семейств. Грибы *V. albo-atrum*, *V. terrestre* вредят в лесных пи-

томниках, вызывая трахеомикозное увядание сеянцев дуба, клена, липы, вяза. Конидиеносцы *Verticillium* мутовчато разветвленные, с заостренными концами. Конидии шаровидные или яйцевидные. Окраска конидиального спороношения беловато-серая. Спороношение развивается на поверхности пораженных органов. Обычно его можно видеть во влажной камере на кусочках пораженных частей стебля, корня и листьев. В пораженных тканях растения гриб может образовывать микросклеротии, сохраняющиеся в почве 3–4 года.

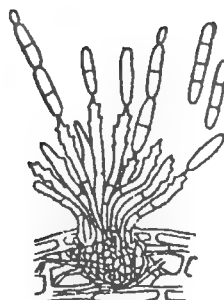
Грибы проникают в корневую систему через прорывы коры, которые образуются из-за развития боковых корней. Инфекция может попадать также при поранениях коры орудиями при уходе и насекомыми. Аналогами *Verticillium* по морфологическим признакам могут считаться грибы *Acremonium*. Эти грибы – сапротрофы, обитающие в почве на растительных остатках. *A. alternatum*, например, формирует белые дерновинки на растительных остатках, конидии по размерам и форме аналогичны конидиям *V. albo-atrum*. Отличие заключается в образовании конидий (у первого гриба они одиночные, у второго собраны в головки). *V. albo-atrum* образует, кроме того, хорошо развитые конидиеносцы. У *Verticillium* в качестве его совершенной (сумчатой) стадии отмечались грибы *Nectria*. Аналогом *Verticillium* может также считаться почвенный сапротроф *Trichoderma album*, который формирует рыхлые белые дерновинки на растительных остатках. Однако конидии этого гриба достаточно мелкие (меньше в 3 раза, нежели у *V. albo-atrum*), что является достаточно хорошим отличительным признаком.

На коре и гнилой древесине лесных пород нередко встречается еще один вид – *T. lignorum*, который также похож на *Verticillium*, однако у этого гриба конидии очень маленькие (2–3 микрона в диаметре). Кроме того, совершенной стадией этого гриба считается *Hypocrea*.

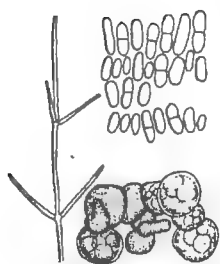
Виды рода *Ramularia* вызывают появление на листьях и стеблях растений округлых, белых или коричневатых, с темными ободками пятен, на которых образуются белые, либо слабо окрашенные дерновинки, состоящие из пучков конидиеносцев. Многие из этих видов являются конидиальными стадиями видов *Mycosphaerella*. Известны *R. rosea* на ивах и *R. sorbi* на рябине. Эти грибы являются паразитами с внутриклеточным мицелием и вызывают отмирание листьев.



*Botrytis*



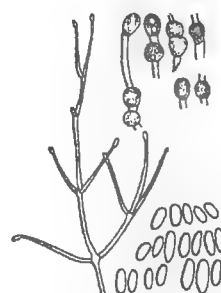
*Ramularia*



*Verticillium nigrescens*



*V. albo-atrum*

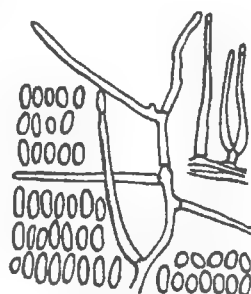


*V. nubilum*

Аналоги *Verticillium*



*Trichoderma*



*Acremonium*

3.2.3.2. Грибы, принадлежащие к сем. *Dematiaceae*, характеризуются наличием прямых или коленчато-изогнутых конидиеносцев, всегда окрашенных, собранных пучком, но друг с другом не сросшихся. Конидиеносцы отходят непосредственно от темноокрашенного мицелия или от сплетения его гиф. Конидии могут быть окрашенные или бесцветные, иногда одноклеточные, либо двухклеточные или многоклеточные. Наиболее распространенными родами, имеющими практическое значение как возбудители болезней, являются роды *Fusicladium*, *Pollacia*, *Helminthosporium*, *Cladosporium*, *Macrosporium*, *Cercospora*, *Alternaria* (табл. 17). Достаточно широко распространены грибы рода *Cladosporium*. Это паразиты различных органов растений и сапротрофы, обитающие на растительных остатках и в почве. Некоторые виды имеют совершенные (сумчатые) стадии родов *Mycosphaerella* и *Venturia*. Грибы *Cladosporium* характеризуются прямостоячими, слабо разветвленными, узловатыми, оливковыми, одиночными или собранными в пучки конидиеносцами. На вершине формируются одно- или многоклеточные, яйцевидные или продолговатые, светло-коричневые, гладкие или шиповатые конидии. Достаточно изучен *C. herbarum* – сапротроф, живущий на растительных остатках, в том числе на древесине, на отмерших и опавших листьях и на хвое основных лесообразующих пород. Паразитными свойствами, иногда приписываемыми ему, не обладает. Слабым паразитом на хвое сосны и ели может быть *C. olivaceum*. Именно он является возбудителем так называемой оливковой плесени хвои. Мицелий гриба поверхностный, образует отдельные или сливающиеся темно-оливковые дерновинки. Конидиеносцы оливково-коричневые, прямостоячие, формируются пучками, отклоняют гладкие, светло-коричневые, эллипсоидальные или продолговатые конидии. На живых листьях ивы, тополя, березы селится *C. scribnerianum*.

Сумчатыми стадиями *Cladosporium* являются грибы из родов *Mycosphaerella* и *Venturia*.

Род *Fusicladium* был описан в 1851 г. Сюда были отнесены грибы, вызывающие черные пятнистости и паразитирующие на листовых породах. Позднее (1937 г.) из этого рода был выделен род *Pollacia*. Грибы обоих родов образуют темноокрашенный, погруженный в ткань листа, радиально расходящийся, лучистый мицелий. Конидиеносцы оливково-коричневые, прямостоячие, выступают через прорванную кутикулу темными, почти черными, дерновинками. Конидии одиночные, коричневые, булавовидные, веретеновид-

ные, с перегородками, отчлениются от вершины конидиеносца. Известны: *F. romellianum*, паразитирующий на тополях и ивах, *F. betulae* - на березе. На листьях тополей паразитируют также *Pollacia radiosa* (syn. *F. radiosum*), на ивах - *P. saliciperda*. Сумчатая стадия этих грибов относится к роду *Venturia*.

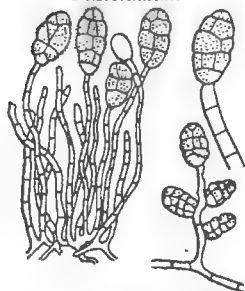
Грибы рода *Macrosporium* ведут паразитный образ жизни, вызывая образование бурых пятен на листьях тополей, ив, могут развиваться как сапротрофы на растительных остатках и в почве. На пораженных этим грибом листьях со временем, в пределах пятна, появляются конидиальные спороношения. Конидиеносцы прямостоячие, с перегородками, темноокрашенные, чаще расположены группами. Конидии обратно-булавовидной формы, с несколькими поперечными и одной - двумя продольными перегородками. Сумчатая стадия относится к роду *Leptosphaeria*. Паразитные виды *Macrosporium* - теплолюбивые организмы, развивающиеся наиболее интенсивно при температуре 25-30°C. Распространение заболевания растений вызываемого этим грибом происходит путем переноса конидий брызгами дождя и насекомыми. Зимуют грибы на растительных остатках. На листьях тополя и ивы паразитирует *M. concinnum*.

Грибы рода *Cercospora* - паразиты с внутриклеточным, изредка наружным мицелием. Они вызывают появление пятен на листьях и стеблях, различных по форме, размерам и окраске. На пятнах возникают белые, серые, оливковые, бурые дерновинки, представляющие собой пучки конидиеносцев и мицелия. Конидиеносцы *Cercospora* окрашенные, прямостоячие, в некоторых случаях стелятся по субстрату. Конидии бесцветные или окрашенные, цилиндрические, булавовидные, с несколькими перегородками. Размеры конидиеносцев и конидий, а также количество перегородок в них зависят от погодных условий. Так, во влажные периоды размеры конидиеносцев и конидий значительно больше, нежели в сухую погоду. Некоторые виды *Cercospora* образуют склероции, а для отдельных видов установлена связь с сумчатой стадией *Mycosphaerella*. Зимует гриб при помощи мицелия в растительных остатках и в поверхностных слоях почвы. Весной на перезимовавшем мицелии образуются конидии, которые заражают листья при наличии капельножидкой влаги. Известны: *C. microspora*, поражающая липу, *C. cerasella*, поражающая черемуху.

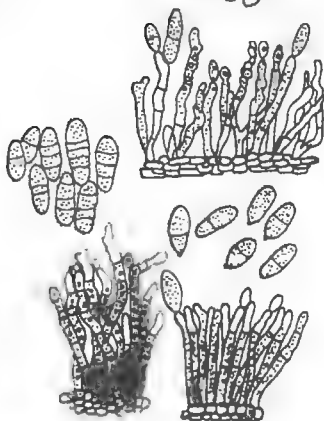




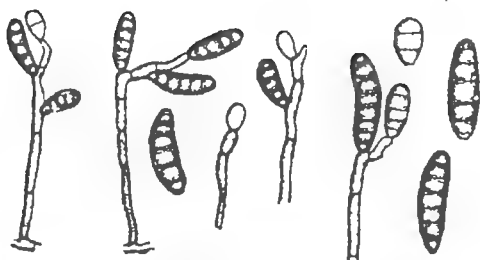
*Fusicladium*



*Macrosporium*



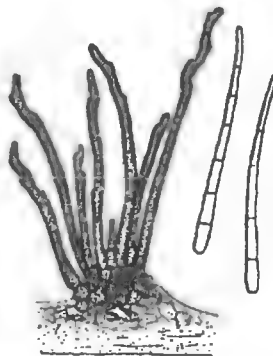
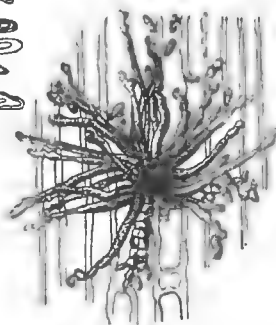
*Heterosporium*



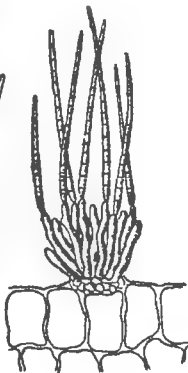
*Helminthosporium*



*Cladosporium*



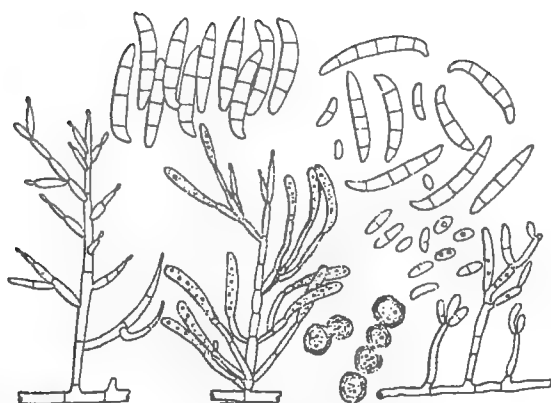
*Cercospora*



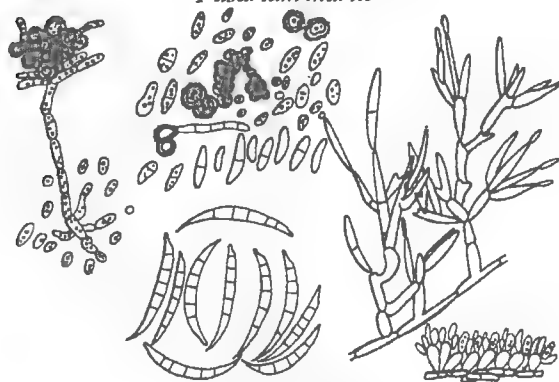
3.2.3.3. Грибы семейства *Tuberculariaceae* (табл. 18) образуют тонкий бесцветный или окрашенный мицелий. Конидиеносцы короткие, иногда ветвящиеся, собраны в рыхлые подушечки. Конидии – одноклеточные или многоклеточные. Некоторые виды могут образовывать хламидоспоры. По образу жизни эти грибы – сапротрофы и паразиты. Из родов, принадлежащих к этому семейству, наибольший вред лесному хозяйству наносит род *Fusarium*. Представители рода *Tubercularia* наносят меньше вреда.

Грибы рода *Fusarium* широко распространены в природе. Обладая широким набором ферментов, они могут поселяться на самых разнообразных субстратах. Большинство представителей рода *Fusarium* по образу жизни являются сапротрофами, обитая в почве и на различных растительных остатках. Вместе с тем, они способны при определенных условиях проявлять паразитические свойства и развиваться на древесных породах и кустарниках. Хотя в фитопатологическом отношении род *Fusarium* по широте распространения является важнейшим из несовершенных грибов, строго выраженной специализации здесь не отмечается. Патологические явления, вызываемые этими грибами, отличаются большим разнообразием. Это могут быть гнили семян, сеянцев, корней, увядание растений, задержка в росте и т. п. Отдельные виды *Fusarium* обладают способностью выделять токсины. У растений действие токсических продуктов вызывает увядание, а развитие гриба в проводящей системе растения приводит к закупорке сосудов или трахеомикозу. В лесокультурном деле это заболевание достаточно широко известно как фузариозное увядание.

Плодоношения грибов имеют вид плоских или выпуклых, часто расплывчатых, обычно окрашенных подушечек (спородохий) студенистой или восковатой консистенции. Конидиеносцы простые или различно ветвящиеся, конидии одиночные (не в цепочках), серповидные, на концах обычно заостренные, в молодости одноклеточные, затем с несколькими перегородками, в массе часто розоватые. Фузариумы могут давать макро- и микроконидии. Форма макроконидий бывает серповидная или веретеновидно-серповидная с различной степени изогнутостью. Макроконидии образуются на простых или разветвленных конидиеносцах, обычно собраны в спородохии и представляют собой слизистые скопления. Макроконидии фузариумов всегда многоклеточные. Количество клеток чаще от 4 до 6, они обычно бесцветные.

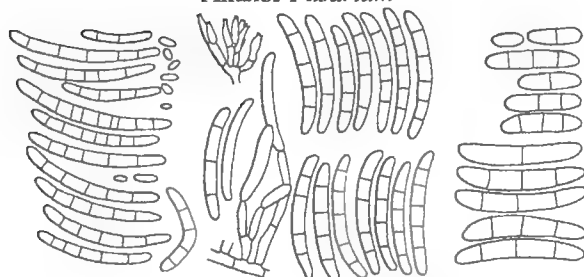


*Fusarium martii*



*F. sporotrichioides*

Аналог *Fusarium*



*Cyindrocarpon*

Микроконидии бывают одноклеточными или двухклеточными, овальной или яйцевидной формы. В некоторых случаях они образуются в таком большом количестве, что дают порошковидные скопления на поверхности мицелия. Значительное большинство видов *Fusarium* способно давать хламидоспоры в период интенсивного роста мицелия. Для некоторых видов *Fusarium* известно сумчатое спороношение, относящееся к родам *Gibberella*, *Nectria*, *Hypomyces*.

Билай В.И. (1955) предложена систематика *Fusarium*, согласно которой этот род представлен 9 секциями, 26 видами и 29 разновидностями. Такое систематическое деление значительно проще ранее существовавшей систематики рода и облегчает определение видов. Следует заметить, что для детального изучения возбудителей инфекционного увядания применяются специальные исследования. В практической деятельности существенным моментом является определение родовой принадлежности гриба-патогена, поскольку меры борьбы со всеми видами *Fusarium* в лесном хозяйстве одинаковы. Основными возбудителями фузариозного увядания являются: *F. sporotrichioides*, *F. semitectum*, *F. oxysporum*, *F. sambucinum*, *F. martii*.

Грибы рода *Tubercularia* большей частью сапротрофы с внутриклеточным мицелием, обуславливающие появление на стволах и ветвях различных древесных и кустарниковых пород спородохиев, выступающих поодиночно, чаще группами, из трещин коры. Сумчатая стадия у отдельных видов *Tubercularia* относится к родам *Nectria* и *Pleonectria*. *Tubercularia* может заселять ослабленные, механически поврежденные, но еще живые растения. Плодоношения возникают на уже отмерших органах. К концу вегетации, либо на следующий год, в пределах плодоношений развивается сумчатая стадия гриба.

Лесному хозяйству вредят *T. pinastri* (на сосне), *T. nigricans* (на лиственных породах), *T. vulgaris* (на представителях различных семейств), *T. confluens* (на лиственных породах).

#### **4. НЕИНФЕКЦИОННЫЕ БОЛЕЗНИ И ПОВРЕЖДЕНИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ**

Большинство неинфекционных (непаразитарных) болезней вызывается неблагоприятными для растений условиями среды и не передается от одного растения к другому. Причинами неинфекционных болезней могут быть:

- неблагоприятные климатические условия;
- механические и химические повреждения;
- неблагоприятные почвенные условия.

Известно, что симптомы таких нарушений могут быть сходны с симптомами, которые вызываются патогенами. Непаразитарные повреждения бывают также причиной повышенной восприимчивости растения к нападению патогенов, которые в этих условиях оказываются более вредоносными.

##### **4.1. Диагностические признаки поражения древесных пород веществами, загрязняющими атмосферу**

Повреждающие действия промышленных отходов – сравнительно новый, но очень важный аспект фитопатологии. В результате сжигания топлива (каменного угля, нефти, газа, горючих сланцев), производства металлов, работы транспорта и т. п. в атмосферу попадает огромное количество газов и пыли, содержащих сернистый ангидрид, окислы азота, соединения галогенов, окислы углерода, альдегиды, этилен, соединения металлов (в т. ч. тяжелых – свинца, ртути), радиоактивные элементы. Вместе с осадками эти вещества попадают на растения, в почву и водоемы, вызывая их загрязнение. Все это оказывает сильное воздействие на растения и лесные экосистемы в целом. Это влияние складывается из следующих аспектов: 1) промышленные отходы воздействуют на развитие растений и их устойчивость к болезням; 2) токсические вещества попадают и аккумулируются в почве; 3) из почвы или непосредственно из воздуха эти компоненты попадают и накапливаются в растениях, вызывая их повреждения. Симптомы таких повреждений различны: опадение листьев (вызывается этиленом), побурение и некрозы листьев и стеблей (вызываются соединениями фтора), побеление листьев и стеблей (вызывается диоксидом азота), хлороз, гравировка и крапчатость листьев (вызываются озоном), бронзовость листьев (вызывается пероксиацилнитратами), междужилковый хло-

роз (вызывается диоксидом серы) и др.

Накапливаясь в почве, свинец, соединения серы, азота, фенолов способны вызывать химические ожоги и некрозы корней. Возникают явления, которые можно назвать химическими токсикозами почвы, индуцированными промышленными выбросами. Обычно такие загрязнения локальны и расположены вблизи заводов, рудников и транспортных магистралей.

Химические токсикозы почвы вызывает также длительное применение пестицидов (с нарушением технологий и в повышенных дозах). Химические ожоги корней растений в результате неправильного применения гербицидов по своим симптомам могут быть похожи на инфекционное увядание.

#### ***4.1.1. Поражение древесных растений соединениями серы***

Постоянное поступление в приземный слой воздуха малых количеств сернистого газа (менее  $0.1 \text{ мг/м}^3$ ) уже вызывает деформацию листьев. Возрастающая его концентрация вызывает дехромацию листьев и хвои, которая достоверно диагностируется. Такие породы, как сосна и ель чувствительны даже к низким концентрациям газов. Опадение хвои и ослабление насаждений наблюдается после накопления в хвое серы в доле 0.2-0.3 %. С возрастанием температуры, повышением влажности воздуха и увеличением количества осадков процесс усыхания леса усиливается. В засушливые годы сернистый ангидрид приносит растениям меньше вреда, чем во влажные. Результаты исследований говорят о том, что сернистый ангидрид более опасен в присутствии водяных паров и поверхностно-активной пыли, особенно сажи, когда он окисляется до серного ангидрида и образует серную кислоту. Это согласуется с меньшей поражаемостью растений в сухую погоду. Токсичность сернистых газов в той или иной мере также повышается, если в них присутствуют окись углерода, примеси альдегидов и, особенно, озонидов. Сильно повышает токсичность сернистых газов присутствие в них оксидов азота.

#### ***4.1.2. Поражение древесных растений оксидами азота***

Аэрозоль азотистой и азотной кислот в концентрации более  $2 \text{ мг/м}^3$  вызывает глубокие повреждения листьев. Диоксид азота вызывает побеление листьев, проявляется эффект фотохимического действия, при котором снижается способность растений к репарации повреждений. Оксиды азота и аммиак, несмотря на их меньшую токсичность по сравнению с сернистым

ангидридом или фтором, могут вызывать значительные повреждения растений даже при относительно низкой их концентрации в воздухе. Дioxid азота вызывает снижение фотосинтеза растений на всем пространстве своего распространения и на протяжении всего времени воздействия. После химических превращений оксиды азота, как и диоксид серы, трансформируются в кислоты, выпадение которых с осадками может привести к неблагоприятным сдвигам в лесных биогеоценозах.

#### **4.1.3. Поражение древесных растений соединениями галогенов**

При концентрации в воздухе менее  $1 \text{ мг/м}^3$  хлор уже вызывает заметные поражения листьев. Действие фтора на древесные породы проявляется различно, в целом поражение фтором приводит к усыханию хвойных насаждений.

Под влиянием промышленных выбросов с преобладанием фтористых соединений происходит заметное поражение насаждений сосны. Продолжительность жизни хвои на расстоянии 1.5-3 км от источника уменьшается в 1.5-2 раза. Отмечаются характерные некрозы хвои – побурение кончиков. Степень некрозов вблизи источников выбросов достигает 20 % и более длины хвои и постепенно снижается с удалением от него. С приближением к источнику загрязнения наблюдается резкое снижение приростов сосновых насаждений по диаметру и высоте, значительно увеличивается часть усыхающих, суховершинных и поврежденных деревьев.

#### **4.2. Диагностические признаки поражения древесных пород физиологическими факторами**

Определенное количество неинфекционных заболеваний древесных пород вызывается воздействием абиотических факторов внешней среды, главным образом почвенных и метеорологических. Для нормального развития древесным растениям необходимы целый ряд микро- и макроэлементов. Дефицит или избыток некоторых элементов (железа, магния, цинка, сернокислых и углекислых солей кальция и натрия) приводит к хлорозу листьев. При избыточном внесении удобрений, либо засолении почвы появляются симптомы увядания листьев. Излишек или недостаток воды, света, тепла, холода и других природных факторов может вызвать нарушение физиологических функций древесных растений. Поэтому при проведении экспертизы патологических отклонений необходимо учитывать

первопричину и диагностические признаки, связанные с нормой и патологией.

#### **4.2.1. *Снижение почвенного плодородия***

В лесных питомниках происходит постоянный вынос элементов минерального питания из почвы вместе с сеянцами и саженцами древесных пород. Если его не восполнять искусственным внесением удобрений и микроэлементов, то со временем в почве возникает острый дефицит таких элементов и она начинает лимитировать рост растений. Вместе с другими факторами среды нехватка элементов питания становится серьезной причиной непаразитарного увядания растений.

Симптомы недостаточности тех или иных элементов минерального питания могут проявляться почти на всех органах растений. Часто они весьма типичны, но иногда бывают и нехарактерными (в таких случаях установить причину болезни трудно). Они могут напоминать симптомы, вызываемые другими непаразитарными факторами, а также грибами, бактериями, насекомыми и вирусами. Дефицит различных элементов может вызывать: хлороз, крапчатость, ненормальную пигментацию, преждевременное старение, некрозы, отмирание ветвей, задержку роста листьев и корней. Необходимо отметить, что симптомы болезни отражают ту функцию, которую данный элемент выполняет в растении.

#### **4.2.2. *Химическое загрязнение почвы***

Химические повреждения растений вследствие неправильного применения фунгицидов, инсектицидов и, особенно, гербицидов в последнее время участились. Вред наносят и завышенные дозы пестицидов, а также применение неподходящих препаратов.

Выбросы промышленных предприятий (свинец, соединения серы, азота, фенолы и др.), накапливаясь в почве, способны вызывать химические ожоги и некрозы корней.

#### **4.2.3. *Неблагоприятные почвенные условия***

Для нормального роста растений необходима определенная влажность почвы. Избыточное увлажнение плохо влияет на растения, ухудшая их обеспеченность кислородом, способствуя накоплению двуокиси углерода, а также других токсических метаболитов, образуемых анаэробной почвенной микрофлорой.

При длительном дефиците влаги в почве питомников высеянные в



нее семена не прорастают, либо дают ослабленные проростки, часть которых погибает до или после появления всходов. Из таких всходов вырастают низкорослые растения. При особенно резком дефиците влаги в почве растения вянут и гибнут. Неподходящий химический состав почвы или неблагоприятная реакция почвенного раствора также отрицательно сказываются на развитии растений.

#### **4.3. Диагностические признаки поражения древесных пород неблагоприятными климатическими факторами**

Метеорологические условия оказывают непосредственное влияние на физиологическое состояние растений и их устойчивость к болезням. Наиболее опасными бывают неожиданные и резкие колебания температуры, влажности (засухи, ливни), сильные ветры, суховеи, пыльные бури и т.д. Они вызывают повреждения корней, коры стволиков и ветвей при заморозках, переувлажнениях, тепловых ожогах и т. д.

##### **4.3.1. Воздействие перепадов температуры**

Температура – один из наиболее важных факторов, влияющих на рост и развитие растений. В момент наступления заморозков важна фаза развития, в которой находится растение: относительно слабые весенние заморозки сильно повреждают листья и цветки, тогда как зимой, когда растение находится в состоянии покоя, даже очень низкая температура обычно не причиняет вреда. Чередующееся замораживание и оттаивание может повредить у древесных пород внутренние слои коры и камбий. Растительные ткани, поврежденные высокими температурами или морозом, легко заселяются грибами и бактериями.

Очень характерны изменения, которые претерпевают растения в результате действия низких температур. Весенние и осенние заморозки вызывают у растений ряд заболеваний. Пожелтение и опадение хвои от мороза характеризуется тем, что ранней весной хвоя 1-5 летних саженцев начинает буреть, а затем засыхает. Это заболевание обычно наблюдается весной, в марте-апреле, после малоснежной зимы, когда ясные теплые дни резко сменяются холодными ночами. Пожелтение и засыхание растений от этой причины чаще всего наблюдается на открытых местах и в питомниках, где тепло солнца действует непосредственно. У лиственных пород при поздневесенних заморозках происходит засыхание листьев, цветков и завязей.

Вследствие ранних и поздних заморозков наблюдается искривление побегов. У сосны это искривление сходно с поражением сосновым вертуном. В результате резкой смены воздействия тепла и холода у древесных пород (ель, пихта, бук) происходит ожог коры, который наблюдается весной на освещенной стороне ветвей и стволов у деревьев с тонкой корой, растущих на свободе.

Всходы особенно чувствительны к перегреву и часто от него страдают, поскольку находятся близко к поверхности почвы, где в некоторых районах в ясные солнечные дни температура достигает  $+50^{\circ}\text{C}$ .

#### **4.3.2. Воздействие изменений режима влажности**

Влажность воздуха влияет на скорость транспирации растений — очень сухой атмосферный воздух, особенно в сочетании с жарой и ветром, может быть причиной повреждения растений. От влажности воздуха зависит также спорообразование у грибов, а, следовательно, и внедрение патогенных грибов в растения.

Обильные осадки могут вызывать заболачивание почвы и, кроме того, выщелачивание из нее растворимых питательных веществ. Избыток воды повреждает также и семена растений, они могут задохнуться и сгнить раньше, чем успеют прорасти. В целом семена более устойчивы к избыточному увлажнению, чем взрослые растения. Основными климатическими факторами, оказывающими влияние на развитие болезней растений, являются температурный и влажностный режимы, которые действуют и на патогены, и на растения, определяя степень их поражения и динамику развития болезни. Эти факторы влияют также на сохранность инфекционного начала до наступления периода вегетации. Остальные показатели погоды (свет, ветер, атмосферное давление) корректируют влияние тепла и влаги на патологический процесс.

Решающую роль в период заражения растений патогенами играет влажность. В инкубационный период наибольшее влияние на патологический процесс оказывает температура. Установлена зависимость заражения растений от относительной влажности воздуха: по мере ее увеличения нарастает распространенность ряда болезней. На практике с целью оценки гидротермических условий района используют гидротермический коэффициент Селянинова Г.Т., рассчитываемый за период с температурой воздуха выше  $10^{\circ}\text{C}$ .

## АННОТАЦИЯ

Грибные заболевания являются одним из значимых природных факторов, определяющих рост и развитие лесов. Резко возросшая в последние десятилетия техногенная нагрузка на природные фитоценозы обусловила появление аномалий в биологии развития грибов-патогенов, относящихся к традиционным объектам лесозащиты, и, кроме того, вызвала повышенную патологическую активность возбудителей грибных заболеваний. В разработанном научно-методическом пособии систематизированы характерные признаки поражения древесных растений абиотическими и биотическими факторами, уделено особое внимание методам диагностики грибных заболеваний, вызываемых микроскопическими грибами разных систематических групп, в том числе и малоизученными.

В методическом пособии охвачены основные группы грибов, вызывающих грибные болезни лесных деревьев и кустарников. Достоинство пособия в том, что показана связь между стадиями (совершенной и несовершенной) развития грибов-патогенов на растении-хозяине. Эти особенности диагностики всегда были достаточно сложными в процессе практической работы по лесозащите.

Научно-методическое пособие окажет значительную помощь работникам службы лесозащиты на местах, в том числе инженерам-лесопатоологам, сотрудникам центров защиты леса в определении опасных патогенных грибов – возбудителей заболеваний, наносящих значительный вред лесной растительности.

## SUMMARY

Fungi are the most numerous group amongst infecting agents of trees and bushes. It includes more than 10 thousand species differing in their systematic positions, parasitic activity and specialisation. This book gives necessary information on the origin and development of pathological processes and the populational dynamics of phytopathogenic fungi in nature. It reviews diagnostics of perfect (sac) and imperfect stages of pathogenic fungi as well as of basidial rusts (families *Melampsoraceae* and *Pucciniaceae* of the order *Uredinales*) and mildews (the order *Erysiphales*). Sac fungi causing diseases of wood vegetation in Russian forests are described including those of orders *Hypocreales*, *Sphaeriales* and a group of orders of the class *Discomycetes*. Main infecting agents of wood diseases from the class *Deuteromycetes* are also described including fungi of orders *Sphaeropsidales*, *Melanconiales* and *Hyphomycetales*. The book also reviews diagnostics of wood diseases of nonparasitic origin.

Мучнисторосяные грибы, поражающие основные древесные и кустарниковые породы

**Alnus Gaertn.**

***Alnus sp.***

1. *Microsphaera penicillata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *M. alni* (Wallr.) Winter, *M. penicillata* f. *alni* Jacz.

***Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.**

1. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

***Alnus incana* (L.) Moench.**

1. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon
2. *Erysiphe vernalis* Karst.  
Syn. *E. aggregata* (Peck) Farlow var. *vernalis* Karst., *E. polygoni* DC. emend Salmon

***Alnus viridis* (Chaix) Lam. et DC.**

1. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend Salmon

**Betula L.**

***Betula humilis* Schrank.**

1. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

***Betula nana* L.**

1. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

***Betula pubescens* Ehrh.**

1. *Microsphaera betulae* Magnus ex Jaczewski  
Syn. *M. penicillata* (Wallr.) Lev., *M. friesii* Lev., *M. alni* (Wallr.) Wint. emend Salmon
2. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

***Betula verrucosa* Ehrh.**

1. *Microsphaera betulae* Magnus ex Jaczewski  
Syn. *M. penicillata* (Wallr.) Lev., *M. friesii* Lev., *M. alni* (Wallr.) Wint. emend Salmon
2. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

**Buxus L.**

***Buxus bolearica* Willd.**

1. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.

Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

***Buxus sempervirens* L.**

1. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.

Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

**Carpinus L.**

***Carpinus betulus* L.**

1. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.

Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

**Castanea Mill.**

***Castanea sativa* Mill.**

1. *Microsphaera alphetoides* Griffon et Maublanc

Syn. *M. alni* (Wallr.) Winter var. *quercina* (Schw.) Burr., *M. abbreviata* Peck, *Oidium quercinum auct*

2. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.

Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

**Corylus L.**

***Corylis* sp.**

1. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.

Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

**Crataegus L.**

***Crataegus azarolus* L.**

1. *Podosphaera clandestine* (Wallr. ex Fr.) Lev.

Syn. *P. oxyacanthae* (DC.) de Bary

***Crataegus oxyacantha* L.**

1. *Podosphaera clandestine* (Wallr. ex Fr.) Lev.

Syn. *P. oxyacanthae* (DC.) de Bary

2. *Phyllactinia mespili* (Castagne) Blumer

Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst.

***Crataegus monogyna* Jacq.**

1. *Podosphaera clandestine* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *P. oxycanthae* (DC.) de Bary
2. *Phyllactinia mespili* (Castagne) Blumer  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst.

***Crataegus coccinea* L.**

1. *Phyllactinia mespili* (Castagne) Blumer  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst.

***Crataegus brevispina* Kze.**

1. *Phyllactinia mespili* (Castagne) Blumer  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst.

***Fagus* L.**

***Fagus silvatica* L.**

1. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon
2. *Microsphaera alphitoides* Griffon et Maublanc  
Syn.: *M. alni* (Wallr.) Winter var. *quercina* (Schw.) Burr., *M. abbreviata* Peck, *Oidium quercinum* auct.

***Fagus taurica* Popl.**

1. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

***Fraxinus* L.**

***Fraxinus angustifolia* Vahl, *F. holotricha* Koehne, *F. ornus* L., *F. pennsylvanica* var. *lanceolata* Borkh., *F. excelsior* L., *F. oregona* Nutt., *F. oxycarpa* var. *oxyphylla* M.B.**

1. *Phyllactinia fraxini* (de Candolle) Homma  
Syn. *Ph. guttata* (Wallr.) Lev., *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon, *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc. var. *blumeri* de Mendonca et de Sequeira

***Juglans* L.**

***Juglans regia* L.**

1. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

## **Lonicera L.**

### ***Lonicera alpigena* L.**

1. *Microsphaera loniceræ* (de Candolle ex Saint-Amans) Winter  
Syn. *M. ehrenbergii* Lev., *M. dubyi* Lev., *M. alni* (DC.) Wint. var. *loniceræ* Salmon.
2. *Microsphaera magnusii* Blumer  
Syn. *M. alni* (Wallr.) Wint. var. *divaricata* (Wallr.) Salmon

### ***Lonicera coerulea* L.**

1. *Microsphaera loniceræ* (de Candolle ex Saint-Amans) Winter  
Syn. *M. ehrenbergii* Lev., *M. dubyi* Lev., *M. alni* (DC.) Wint. var. *loniceræ* Salmon.
2. *Microsphaera magnusii* Blumer  
Syn. *M. alni* (Wallr.) Wint. var. *divaricata* (Wallr.) Salmon

### ***Lonicera tatarica* L.**

1. *Microsphaera loniceræ* (de Candolle ex Saint-Amans) Winter  
Syn. *M. ehrenbergii* Lev., *M. dubyi* Lev., *M. alni* (DC.) Wint. var. *loniceræ* Salmon.

### ***Lonicera xylosteum* L.**

1. *Microsphaera loniceræ* (de Candolle ex Saint-Amans) Winter  
Syn. *M. ehrenbergii* Lev., *M. dubyi* Lev., *M. alni* (DC.) Wint. var. *loniceræ* Salmon.
2. *Microsphaera magnusii* Blumer  
Syn. *M. alni* (Wallr.) Wint. var. *divaricata* (Wallr.) Salmon

### ***Lonicera caprifolium* L.**

1. *Microsphaera loniceræ* (de Candolle ex Saint-Amans) Winter  
Syn. *M. ehrenbergii* Lev., *M. dubyi* Lev., *M. alni* (DC.) Wint. var. *loniceræ* Salmon.
2. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

### ***Lonicera etrusca* Santi**

1. *Microsphaera loniceræ* (de Candolle ex Saint-Amans) Winter  
Syn. *M. ehrenbergii* Lev., *M. dubyi* Lev., *M. alni* (DC.) Wint. var. *loniceræ* Salmon.

### ***Lonicera periclymenum* L.**

1. *Microsphaera loniceræ* (de Candolle ex Saint-Amans) Winter  
Syn. *M. ehrenbergii* Lev., *M. dubyi* Lev., *M. alni* (DC.) Wint. var. *loniceræ* Salmon.
2. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn.: *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

### ***Lonicera tatarica* f. *grandiflora* Hort.**

1. *Microsphaera loniceræ* (de Candolle ex Saint-Amans) Winter  
Syn. *M. ehrenbergii* Lev., *M. dubyi* Lev., *M. alni* (DC.) Wint. var. *loniceræ* Salmon.

***Lonicera nigra* L.**

1. *Microsphaera magnusii* Blumer  
Syn. *M. alni* (Wallr.) Wint. var. *divaricata* (Wallr.) Salmon

***Populus* L.**

***Populus tremulae* L.**

1. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

***Populus alba* L., *P. canadensis* Molnch., *P. candicans* Ait., *P. italica* Molnch., *P. nigra* L., *P. tremulae* L., *P. balsamifera* L.**

1. *Uncinula adunca* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *U. salicis* (DC.) Winter

***Quercus* L.**

***Quercus* sp.**

1. *Microsphaera alphitoides* Griffon et Maublanc  
Syn. *M. alni* (Wallr.) Winter var. *quercina* (Schw.) Burr., *M. abbreviata* Peck.

***Quercus robur* L.**

1. *Microsphaera hypophylla* Nevodovskij emend. Roll-Hansen  
Syn. *M. silvatica* Vlasov
2. *Phyllactinia roboris* (Gachet) Blumer  
Syn. *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon, *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc.  
f. *quercina* Jacz., *Ph. quercus* (Merat) Homma
3. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

***Quercus petraea* Liebl.**

1. *Microsphaera hypophylla* Nevodovskij emend. Roll-Hansen  
Syn. *M. silvatica* Vlasov
2. *Phyllactinia roboris* (Gachet) Blumer  
Syn. *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon, *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc.  
f. *quercina* Jacz., *Ph. quercus* (Merat) Homma

***Quercus cerris* L.**

1. *Phyllactinia roboris* (Gachet) Blumer  
Syn. *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon, *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc.  
f. *quercina* Jacz., *Ph. quercus* (Merat) Homma



***Quercus ilex* L.**

1. *Phyllactinia roboris* (Gachet) Blumer  
Syn. *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon, *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc.  
f. *quercina* Jacz., *Ph. quercus* (Merat) Homma

***Quercus pubescens* Willd.**

1. *Phyllactinia roboris* (Gachet) Blumer  
Syn. *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon, *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc.  
f. *quercina* Jacz., *Ph. quercus* (Merat) Homma

***Salix* L.**

***Salix* sp.**

1. *Uncinula adunca* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *U. salicis* (DC.) Winter.

***Salix alba* L.**

1. *Podosphaera schlechtendalii* Lev.
2. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

***Salix caprea* L.**

1. *Podosphaera schlechtendalii* Lev.
2. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

***Salix viminalis* L.**

1. *Podosphaera schlechtendalii* Lev.

***Sorbus* L.**

***Sorbus aucuparia* L.**

1. *Podosphaera aucupariae* Eriksson  
Syn. *P. oxyacanthae* (DC.) de Bary, *P. clandestine* (Wallr. ex Fr.) Lev.
2. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

***Sorbus aria* Crantz.**

1. *Podosphaera aucupariae* Eriksson  
Syn. *P. oxyacanthae* (DC.) de Bary, *P. clandestine* (Wallr. ex Fr.) Lev.
2. *Sphaerotheca niesslii* von Thumen  
Syn. *S. humuli* (DC.) Burr, *S. macularis* (Wallr. ex Fr.) Magn. f. *sorbi* Jacz.
3. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.  
Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

***Sorbus quercifolia* Hedl.**

1. *Podosphaera aucupariae* Eriksson

Syn. *P. oxyacanthae* (DC.) de Bary, *P. clandestine* (Wallr. ex Fr.) Lev.

***Sorbus latifolia* (Lam.) Pers.**

1. *Sphaerotheca niesslii* von Thumen

Syn. *S. humuli* (DC.) Burr, *S. macularis* (Wallr. ex Fr.) Magn. f. *sorbi* Jacz.

***Sorbus torminalis* Crantz.**

1. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.

Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

***Ulmus* L.**

***Ulmus glabra* Huds.**

1. *Uncinula clandestina* (Bivona-Bernardi) Schroeter

***Ulmus carpinifolia* Gled.**

1. *Uncinula clandestina* (Bivona-Bernardi) Schroeter.

2. *Phyllactinia guttata* (Wallr. ex Fr.) Lev.

Syn. *Ph. suffulta* (Rebent.) Sacc., *Ph. corylea* (Pers.) Karst. emend. Salmon

***Ulmus parvifolia* Jacq.**

1. *Uncinula clandestina* (Bivona-Bernardi) Schroeter

***Ulmus. suberosa* Ehrh.**

1. *Uncinula clandestina* (Bivona-Bernardi) Schroeter

**Ржавчинные грибы, поражающие основные древесные породы  
(эцидиальные, уредо- и телейгостадии двудомных ржавчинных грибов  
по питающим растениям)**

**Abies Mill.**

**Abies sp.**

1. *Thekopsora vaccinii* (Wint.) Hirat.  
Syn. *Melampsora vaccinii* (Alb. et Schw.) Wint. II, III стадии на *Vaccinium*
2. *Calyptopsora goeppertiana* Kuhn. II, III стадии на *Vaccinium vitis idaeae*
3. *Pucciniastrum circaeae* Schroter. II, III стадии на *Circaea lutetiana*
4. *Pucciniastrum epilobii* Otth.  
Syn. *Pucciniastrum abietis-chamaenerii* Kleb. II, III стадии на *Epilobium* sp.
5. *Pucciniastrum tiliae* Miy. ex Hirat. II, III стадии на *Tilia* sp.
6. *Melampsorella cerastii* (Pers.) Winter  
Syn. *Melampsorella caryophyllacearum* Schroter II, III стадии на *Alsinaeceae*,  
*Cerastium*, *Stellaria*
7. *Uredinopsis pteridis* Diet. et Holw.
8. *Uredinopsis filicina* (Niessl) Magn.
9. *Uredinopsis struthiopteridis* Stormer. II, III стадии на *Struthiopteris germanica*
10. *Milesina exigua* (Faull) Faull ex Hirat.
11. *Hyalopsora aspidiotus* Magnus  
Syn. *Hyalopsora polypodii dryopteridis* Magnus II, III стадии на *Phegopteris* sp.

**Abies balsamea Mill.**

1. *Pucciniastrum arcticum* Transch. I, III стадии на *Rubus idaeus*, *R. saxatilis*,  
*R. stellatus*

**Abies pectinata DC**

1. *Calyptopsora goeppertiana* Kuhn. II, III стадии на *Vaccinium vitis idaeae*
2. *Melampsora abietis-capraearum* Tubeuf. II, III стадии на *Salix capraea*
3. *Melampsorella cerastii* (Pers.) Winter  
Syn. *Melampsorella caryophyllacearum* Schroter II, III стадии на *Alsinaeceae*, *Cerastium*, *Stellaria*
4. *Melampsorella symphyti* Bubak. II, III стадии на *Symphytum* sp.
5. *Milesina blechni* Sydow. II, III стадии на *Blechnum spicant*
6. *Pucciniastrum epilobii* Otth.  
Syn. *Pucciniastrum abietis-chamaenerii* Kleb. II, III стадии на *Epilobium* sp.
7. *Pucciniastrum circaeae* Schroter. II, III стадии на *Circaea lutetiana*
8. *Uredinopsis struthiopteridis* Stormer. II, III стадии на *Struthiopteris germanica*

***Abies sibirica* Led.**

1. *Hyalopsora aspidiotus* Magnus

Syn. *Hyalospora polypodii dryopteridis* Magnus II, III стадии на *Phegopteris* sp.

***Alnus* Gaertn.**

***Alnus* sp.**

1. *Melampsorium alni* (Thuem.) Diet. 0, I стадии на *Larix*

***Berberis* L.**

***Berberis* sp.**

1. *Puccinia pigmea* Eriks.
2. *Puccinia graminis* Pers.

***Betula* L.**

***Betula* sp., *B. verrucosa* Ehrh., *B. pubescens* Ehrh., *B. nana* L., *B. fruticosa* Pall., *B. mandshurica* (Rgl.) Nacai, *B. ovalifolia* Rupr.**

1. *Melampsorium betulinum* Kleb.

Syn. *M. betulae* (Schum.) Art. 0, I стадии на *Larix decidua*

***Caragana* Lam.**

***Caragana* sp.**

1. *Uromyces laburni* (DC.) Othl.

***Carpinus* L.**

***Carpinus* sp.**

1. *Melampsorium carpini* (Fckl.) Diet.

***Corylus* L.**

***Corylus heterophylla* Fisch. ex Bess.**

1. *Melampsorium carpini* (Fckl.) Diet.

***Corylus avellana* L.**

1. *Melampsorium carpini* (Fckl.) Diet.

***Crataegus* L.**

***Crataegus* sp.**

1. *Gymnosporangium clavariaeforme* Jacq. III стадия на *Juniperus*

## **Grossularia Mill.**

### **Grossularia sp.**

1. *Cronartium ribicola* Fisch. ex Rabh. 0, I стадии на *Pinus*

## **Juniperus L.**

### **Juniperus communis L.**

1. *Gymnosporangium amelanchieris* Ed. Fischer. I стадия на *Amelanchier vulgaris*
2. *Gymnosporangium ariae tremelloides* Kleb. I стадия на *Sorbus ariae*, *Sorbus sp.*
3. *Gymnosporangium aucupariae-juniperinum* Kleb. I стадия на *Sorbus aucuparia*
4. *Gymnosporangium clavariaeforme* Jacq. I стадия на *Amelanchier vulgaris*, *Crataegus sp.*
5. *Gymnosporangium mali-tremelloides* Kleb. I стадия на *Malus*
6. *Gymnosporangium torminali-juniperinum* Ed. Fischer. I стадия на *Sorbus latifolia*, *S. torminalis*

### **Juniperus communis L. var. hibernica**

1. *Gymnosporangium clavariaeforme* Jacq. I стадия на *Amelanchier vulgaris*, *Crataegus sp.*

### **Juniperus nana Willd. (J. sibirica Burgsd.)**

1. *Gymnosporangium amelanchieris* Ed. Fischer. I стадия на *Amelanchier vulgaris*
2. *Gymnosporangium clavariaeforme* Jacq. I стадия на *Amelanchier vulgaris*, *Crataegus sp.*

### **Juniperus oxycedrus L.**

1. *Gymnosporangium clavariaeforme* Jacq. I стадия на *Amelanchier vulgaris*, *Crataegus sp.*

### **Juniperus sabina L.**

1. *Gymnosporangium confusum* Plowright. I стадия на *Crataegus oxyacantha*, *C. monogyna*, *C. sanguinea*, *Mespilus germanica*, *Pyrus communis*, *Sorbus torminalis*
2. *Gymnosporangium sabinae* Winter. I стадия на *Pyrus communis*
3. *Gymnosporangium fusiporum* Ed. Fischer. I стадия на *Cotoneaster sp.*

### **Juniperus virginiana Endl.**

1. *Gymnosporangium confusum* Plowright. I стадия на *Crataegus oxyacantha*, *C. monogyna*, *C. sanguinea*, *Mespilus germanica*, *Pyrus communis*, *Sorbus torminalis*

### ***Juniperus excelsa* M. B.**

1. *Gymnosporangium confusum* Plowright. I стадия на *Crataegus oxyacantha*, *C. monogyna*, *C. sanguinea*, *Mespilus germanica*, *Pyrus communis*, *Sorbus torminalis*
2. *Gymnosporangium fusiporum* Ed. Fischer. I стадия на *Cotoneaster* sp.

### ***Juniperus* sp.**

1. *Gymnosporangium confusum* Plowright. I стадия на *Crataegus oxyacantha*, *C. monogyna*, *C. sanguinea*, *Mespilus germanica*, *Pyrus communis*, *Sorbus torminalis*

### ***Larix* Mill.**

#### ***Larix* sp.**

1. *Melampsoridium alni* (Thuem.) Diet. II, III стадии на *Alnus*
2. *Melampsora larici-populina* Kleb. II, III стадии на *Populus* sp.
3. *Melampsora larici-pentandrae* Kleb. II, III стадии на *Salix* sp.
4. *Melampsora larici-tremulae* Kleb.  
Syn. *Melampsorella laricis* II, III стадии на *Populus tremula*, *P. davidiana*
1. *Melampsora larici-epitea* Kleb.  
Syn. *Melampsora epitea* (Kunze et Schm.) Thuem. II, III стадии на *Salix* sp.
1. *Melampsoridium betulinum* Kleb. II, III. стадии на *Betula* sp.

#### ***Larix decidua* Mill. (Syn. *Larix europea* Lam.)**

1. *Melampsora laric-caprearum* Kleb. II, III стадии на *Salix* sp.
2. *Melampsora larici epitea* Kleb.  
Syn. *Melampsora epitea* (Kunze et Schm.) Thuem. II, III стадии на *Salix* sp.
3. *Melampsora larici populina* Kleb. II, III стадии на *Populus* sp.
4. *Melampsora larici tremulae* Kleb.  
Syn. *Melampsora laricis* Hartig. II, III стадии на *Populus tremula*, *P. davidiana*
5. *Melampsoridium betulinum* Kleb. II, III стадии на *Betula* sp.
6. *Melampsora laric-pentandrae* Kleb. II, III стадии на *Salix* sp.

#### ***Larix sibirica* Led.**

1. *Melampsora larici-pentandrae* Kleb. II, III стадии на *Salix* sp.

### ***Malus* Mill.**

#### ***Malus* sp.**

1. *Ochrospora ariae* (Fckl.) Diet.
2. *Gymnosporangium ariae-trmelloides* Kleb. III стадия на *Juniperus*

## **Phellodendron Rupr.**

### **Phellodendron**

1. *Coleosporium phellodendri* Kom. 0, I стадии на *Pinus densiflora*

## **Picea Dietr.**

### **Picea sp.**

1. *Pucciniastrum arcticum* (Lagh.) Traz. II, III стадии на *Rubus* (*R. arcticus*)
2. *Chrysomyxa pirolae* Rosstrup.  
Syn. *Chrysomyxa pyrolata* (Koern.) Wint. II, III стадии на *Pirola sp.*
3. *Chrysomyxa rhododendri* DB. II, III стадии на *Rhododendron sp. diversa*
4. *Chrysomyxa ledi* DB. II, III стадии на *Ledum palustre*
5. *Chrysomyxa cassandrae* (Pk. et Ceint.) Tranz. II, III стадии на *Cassandrae*, *Andromedae*
6. *Chrysomyxa empetri* (Pers.) Schroet. ex Cumm. II, III стадии на *Empetrum*
7. *Chrysomyxa Woroninii* Tranzschel. II, III стадии на *Ledum palustre*
8. *Chrysomyxa abietis* (Wallr.) Ung. Стадия III на *Picea*
9. *Thecopsora areolata* Magnus  
Syn.: *Thecopsora padi* (Schm. et Kunze) Kleb.; *Pucciniastrum padi* Dietel.). II, III стадии на *Prunus sp.*
10. *Thecopsora vaccinii* (Wint.) Hirat.  
Syn. *Melampsora vaccinii* (Alb. et Schw.) Wint. II, III стадии на *Vaccinium*
11. *Thecopsora sparsa* Magnus  
Syn. *Pucciniastrum sparsum* Ed. Fischer; *Melampsora sparsa* Wint.). II, III стадии на *Arctostaphylos alpina*, *A. uva ursi*

### **Picea ajanensis Fisch.**

1. *Chrysomyxa expansa* Dietel. DB. II, III стадии на *Rhododendron chrysanthum*, *R. metternichii*

### **Picea excelsa L.**

1. *Chrysomyxa ledi* DB. II, III стадии на *Ledum palustre*
2. *Chrysomyxa pirolae* Rosstrup.  
Syn. *Chrysomyxa pyrolata* (Koern.) Wint. II, III стадии на *Pirola sp.*
3. *Chrysomyxa rhododendri* DB. II, III стадии на *Rhododendron sp. diversa*
4. *Chrysomyxa Woroninii* Tranzschel. II, III стадии на *Ledum palustre*
5. *Thecopsora areolata* Magnus  
Syn.: *Th. padi* (Schm. et Kunze) Kleb.; *Pucciniastrum padi* Dietel.) II, III стадии на *Prunus sp.*
6. *Thecopsora sparsa* Magnus

Syn. *Pucciniastrum sparsum* Ed. Fischer; *Melampsora sparsa* Wint.). II, III стадии на *Arctostaphylos alpina*, *A. uva ursi*

7. *Thecopsora vaccinii* (Wint.) Hirat.

Syn. *Melampsora vaccinii* (Alb. et Schw.) Wint. II, III стадии на *Vaccinium*

8. *Chrysomyxa cassandrae* (Pk. et Ceint.) Tranz. II, III стадии на *Cassandrae*, *Andromedae*.

9. *Chrysomyxa empetri* (Pers.) Schroet. ex Cumm. II, III стадии на *Empetrum*

**Pinus L.**

***Pinus montana* Mill.**

1. *Coleosporium cacaliae* Wagner. II, III стадии на *Adenostyles alpina*, *Cacalia* sp.

2. *Coleosporium senecionis* Fr. II, III стадии на *Senecio* sp.

***Pinus rigida* Mill.**

1. *Coleosporium solidaginis* Th. II, III стадии на *Aster* sp., *Solidago* sp.

***Pinus silvestris* L.**

1. *Coleosporium campanulae* Lev. II, III стадии на *Adenophora*, *Campanula*, *Phyteuma orbiculare*

2. *Coleosporium euphrasiae* Winter. II, III стадии на *Euphrasia*, *Odontites*, *Rhianthus*

3. *Coleosporium inulae* Ed. Fischer. II, III стадии на *Inula* sp.

4. *Coleosporium melampyri* Kleb. II, III стадии на *Melampyrum* sp.

5. *Coleosporium petasitis* Ed. Fischer. II, III стадии на *Petasites* sp.

6. *Coleosporium pulsatillae* Lev. II, III стадии на *Pulsatilla* sp.

7. *Coleosporium senecionis* Fr. II, III стадии на *Senecio* sp.

8. *Coleosporium sonchi* Lev. II, III стадии на *Sonchus* sp.

9. *Coleosporium tussilaginis* Klebahn. II, III стадии на *Tussilago farfara*

10. *Cronartium flaccidum* (Alb. et Schw.) Wint.

Syn. *Cronartium asclepiadeum* Fr. II, III стадии на *Paeonia*, *Pedicularis*, *Vincetoxicum*

11. *Melampsora pinitorqua* Rostr. II, III стадии на *Populus* sp.

12. *Coleosporium rhinanthacearum* (DC.) Lev. ex Kickx. II, III стадии на *Odontites*, *Rhianthus*, *Pedicularis*

***Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.**

1. *Cronartium ribicola* Fisch. ex Rabh. II, III стадии на *Ribes*, *Grossularia*

***Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr.**

1. *Cronartium ribicola* Fisch. ex Rabh. II, III стадии на *Ribes*, *Grossularia*



***Pinus pumila* (Pall.) Rgl.**

1. *Cronartium ribicola* Fisch. ex Rabh. II, III стадии на *Ribes*, *Grossularia*
2. *Coleosporium saussureae* Thuem.

***Pinus cembra* L.**

1. *Cronartium ribicola* Dietr. II, III стадии на *Ribes* sp.

***Pinus Lambertiana* Dougl.**

1. *Cronartium ribicola* Dietr. II, III стадии на *Ribes* sp.

***Pinus monticola* Dougl.**

1. *Cronartium ribicola* Dietr. II, III стадии на *Ribes* sp.

***Pinus strobus* L.**

1. *Cronartium ribicola* Dietr. II, III стадии на *Ribes*, *Grossularia*

***Pinus echinata* Mill.**

1. *Cronartium quercus* Miyabe. II, III стадии на *Quercus pedunculata*

***Pinus divaricata* Hort.**

1. *Cronartium quercus* Miyabe. II, III стадии на *Quercus pedunculata*

***Pinus inops* Ait.**

1. *Cronartium quercus* Miyabe. II, III стадии на *Quercus pedunculata*

***Pinus. rigida* Mill.**

1. *Cronartium quercus* Miyabe. II, III стадии на *Quercus pedunculata*

***Pinus. tarda* L.**

1. *Cronartium quercus* Miyabe. II, III стадии на *Quercus pedunculata*

***Pinus austriaca* Lin.**

1. *Coleosporium senecionis* Fr. II, III стадии на *Senecio* sp.

***Pinus densiflora* Sieb.**

1. *Coleosporium phellodendri* Kom. II, III стадии на *Phellodendron*

***Populus* L.**

***Populus* sp.**

1. *Melampsora populina* Winter. I стадия (Ceoma) на *Allium*, *Chelidonium*, *Corydalis*, *Larix*, *Mercurialis*, *Pinus silvestris*
2. *Melampsora pinitorqua* Rostr. 0, I стадии на *Pinus sylvestris*
3. *Melampsora larici populina* Kleb. 0, I стадии на *Larix* sp.
4. *Melampsora magnusiana* Wagn ex Kleb.

***Populus canadensis* Michx.**

1. *Melampsora allii-populina* Kleb. I стадия на *Allium escalonicum*, *A. schoenoprasum*, *A. vineale*
2. *Melampsora larici-populina* Kleb. I стадия на *Larix decidua*
3. *Melampsora medusae* Thuemen.

***Populus balsamifera* L.**

1. *Melampsora allii-populina* Kleb. I стадия на *Allium escalonicum*, *A. schoenoprasum*, *A. vineale* Mel. *larici-populina* Klebahn. I стадия на *Larix decidua* Mill.
2. *Melampsora medusae* Thuemen.

***Populus nigra* L.**

1. *Melampsora allii-populina* Kleb. I стадия на *Allium escalonicum*, *A. schoenoprasum*, *A. vineale*
2. *Melampsora larici-populina* Kleb. I стадия на *Larix decidua*

***Populus italica* Ludw.**

1. *Melampsora larici-populina* Kleb. I стадия на *Larix decidua*

***Populus alba* L.**

1. *Melampsora larici-tremulae* Kleb. I стадия на *Larix decidua*
2. *Melampsora magnusiana* Wagner. I стадия на *Chelidonium majus*, *Corydalis cava*, *C. intermedia*, *C. solida*
3. *Melampsora rostrupii* Wagner. I стадия на *Mercurialis perennis*
4. *Melampsora pinitorqua* Rostrup. I стадия на *Pinus silvestris*

***Populus tremula* L.**

1. *Melampsora larici-tremulae* Kleb. I стадия на *Larix decidua*
2. *Melampsora magnusiana* Wagner. I стадия на *Chelidonium majus*, *Corydalis cava*, *C. intermedia*, *C. solida*
3. *Melampsora rostrupii* Wagner. I стадия на *Mercurialis perennis*
4. *Melampsora pinitorqua* Rostrup. I стадия на *Pinus silvestris*

***Populus canescens* SM.**

1. *Melampsora pinitorqua* Rostrup. I стадия на *Pinus silvestris*

***Populus angustifolia* James**

1. *Melampsora medusae* Thuemen. I стадия на *Larix*

***Populus tremelloides* Michx.**

1. *Melampsora medusae* Thuemen.

***Populus medusae* Both. M.**

1. *Melampsora medusae* Thuemen.

***Populus davidiana* Dode**

1. *Melampsora larici-tremulae* Kleb. I стадия на *Larix decidua*
2. *Melampsora allii-populina* Kleb. I стадия на *Allium escalonicum*,  
*A. schoenoprasum*, *A. vineale*

***Populus koreana* Rehd.**

1. *Melampsora allii-populina* Kleb. I стадия на *Allium escalonicum*,  
*A. schoenoprasum*, *A. vineale*

***Populus laurifolia* Ledeb.**

1. *Melampsora allii-populina* Kleb. I стадия на *Allium escalonicum*,  
*A. schoenoprasum*, *A. vineale*

***Populus maximowiczii* Henry**

1. *Melampsora allii-populina* Kleb. I стадия на *Allium escalonicum*,  
*A. schoenoprasum*, *A. vineale*

***Populus simonii* Carr.**

1. *Melampsora allii-populina* Kleb. I стадия на *Allium escalonicum*,  
*A. schoenoprasum*, *A. vineale*

***Populus suaveolens* Fisch.**

1. *Melampsora allii-populina* Kleb. I стадия на *Allium escalonicum*,  
*A. schoenoprasum*, *A. vineale*

***Prunus* L.**

***Prunus* (*P. cerasus* L., *P. padus* L., *P. serotina* Her., *P. virginiana* L.)**

1. *Thecopsora areolata* Magnus  
Syn. *Pucciniastrum padi* Dietel. I стадия на *Picea excelsa*

***Pyrus* L.**

***Pyrus* sp.**

1. *Ochrospora ariae* (Fckl.) Diet.
2. *Gymnosporangium clavariaeforme* Jacq. I стадия на *Amelanchier vulgaris*,  
*Crataegus* sp.
3. *Gymnosporangium ariae trmelloides* Kleb. III стадия на *Juniperus*

## **Quercus L.**

### ***Quercus pedunculata* Ehr.**

1. *Cronartium quercuum* Miyabe. I стадия на *Pinus* sp.

Все обнаруженные виды, за редким исключением, являются макроциклическими и развиваются на двух и более растениях-хозяевах

## **Rhamnus L.**

### ***Rhamnus* sp.**

1. *Puccinia coronifera* Kleb.

## **Ribes L.**

### ***Ribes* sp.**

1. *Melampsora ribesii-purpurea* Kleb. II, III стадии на *Salix*
2. *Cronartium ribicola* Fisch. ex Rabh. 0, I стадии на *Pinus*

## **Rosa L.**

### ***Rosa* sp.**

1. *Phragmidium tuberculatum* J. Muell.

## **Salix L.**

### ***Salix* sp.**

1. *Melampsora salicina* Lev. II стадия на *Larix*, *Abietis*, *Ribes*, *Corydalis*, *Saxifraga* и др.
2. *Melampsora caprearum* (DC.) Thuem.  
Syn. *Melampsora larici-caprearum* Kleb. 0, I стадии на *Larix* sp.
3. *Melampsora ribesii-purpurea* Kleb. 0, I стадии на *Ribes*
4. *Melampsora larici-pentandrae* Kleb. 0, I стадии на *Larix* sp.
5. *Melampsora larici epitea* Kleb.  
Syn. *Melampsora epitea* (Kunze et Schm.) Thuem. 0, I стадии на *Larix* sp.
6. *Melampsora abietis-capraearum* Tuberf. 0, I стадии на *Abies pectinata*
7. *Melampsora amygdalinae* Kleb. Все стадии на видах *Salix*

А.М. Жуков, П.В. Гордиенко

**НАУЧНО-МЕТОДИЧЕСКОЕ ПОСОБИЕ  
ПО ДИАГНОСТИКЕ ГРИБНЫХ БОЛЕЗНЕЙ  
ЛЕСНЫХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ**

Корректор           З.В. Абрамочкина  
Компьютерная верстка Л.М. Харина  
Фото обложки       В.А. Рябинков

ВНИИЛМ ЛР № 021297 от 18.06.98 г.

---

Формат 60х90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>

Тираж 500 экз.

Объем 8.0 п.л.

Подписано в печать 3.12.2003 г.

---

Всероссийский научно-исследовательский институт лесоводства  
и механизации лесного хозяйства

141200, г. Пушкино Московской обл., ул. Институтская, 15  
тел.: (8-253) 2-46-71                      факс: 993-41-91